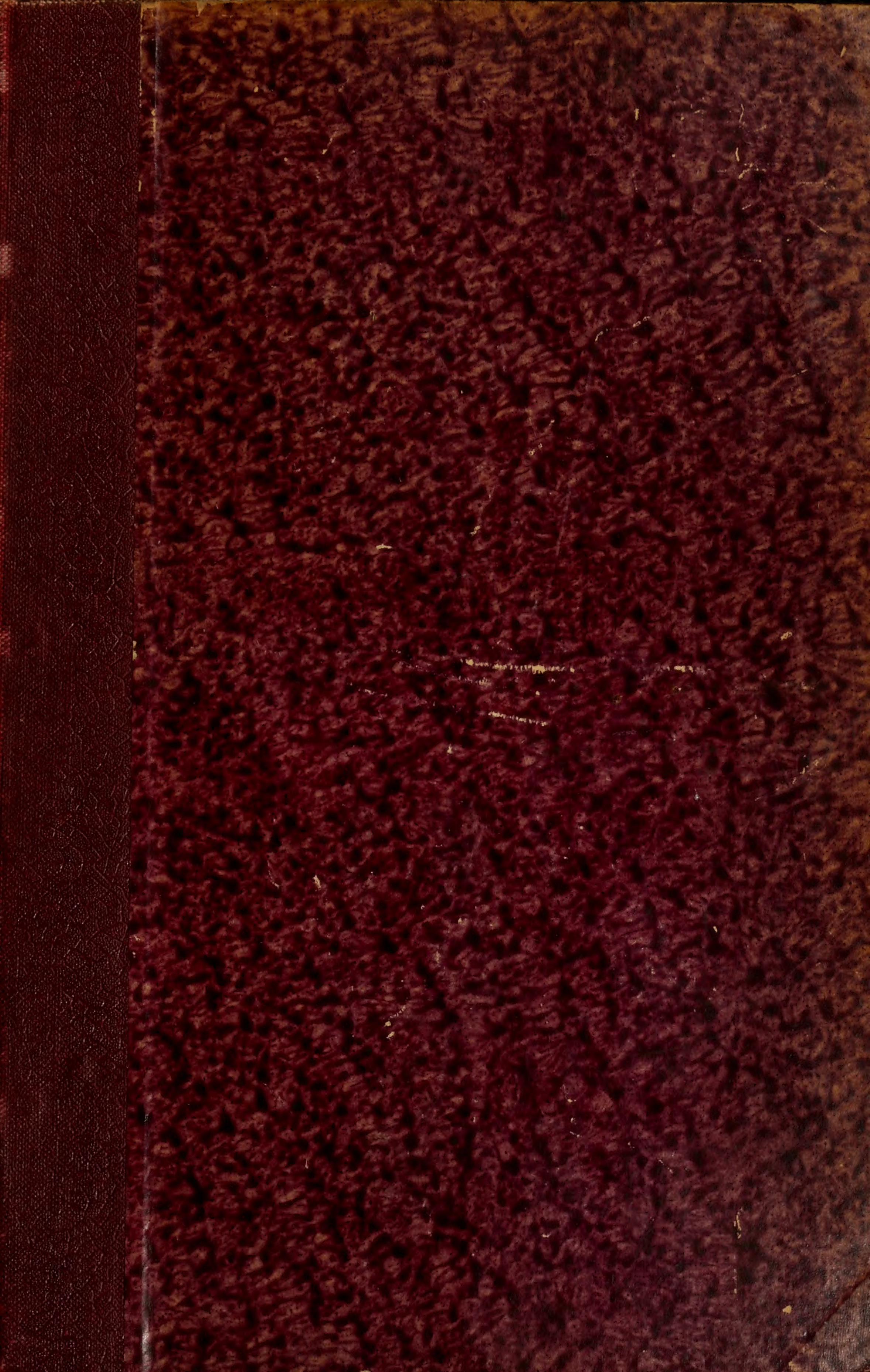
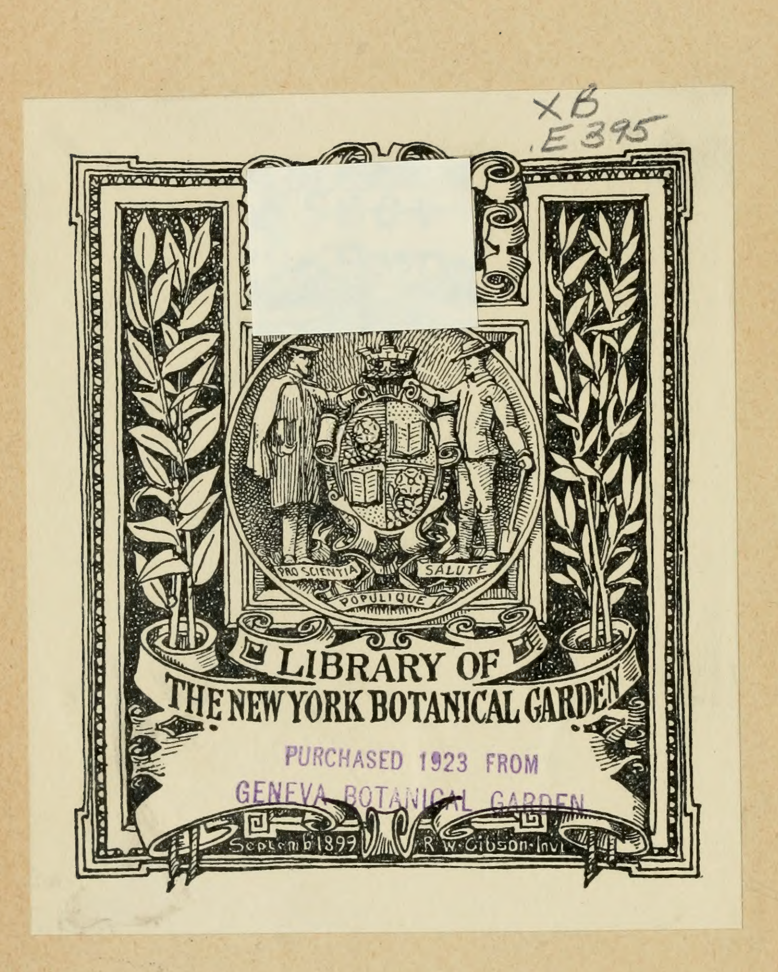



PRO SCIENTIA
SALUTE
POPULIQUE
LIBRARY OF
THE NEW YORK BOTANICAL GARDEN
Septemb 1899
R. W. Gibson. Inv.



Beiträge

zur

Biologie der Pflanzen.

Begründet von

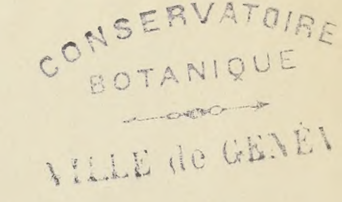
Professor Dr. Ferd. Cohn,

herausgegeben von

Dr. Felix Rosen,
Professor an der Universität Breslau.

Dreizehnter Band.

Mit siebzehn Tafeln.



Breslau 1917.
J. U. Kern's Verlag
(Max Müller).

Inhalt des dreizehnten Bandes.

Register zum dreizehnten Bande.

Beiträge

zur

Biologie der Pflanzen.

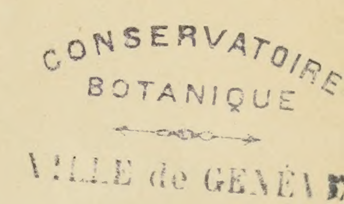
Begründet von

Professor Dr. Ferd. Cohn,

herausgegeben von

Dr. Felix Rosen,
Professor an der Universität Breslau.

Dreizehnter Band. Erstes Heft.
Mit zwei Tafeln.



Breslau 1916.
J. U. Kern's Verlag
(Max Müller).

Inhalt des ersten Heftes.



Über die Gasbewegung in dikotylen Holzgewächsen und die chemische Zusammensetzung der durchgesogenen Luft in ihrer Abhängigkeit von physikalischen und physiologischen Faktoren.

Von **Gerhard Lindner.**

I. Physikalischer Teil.

Über die Gasbewegung in dikotylen Holzgewächsen.

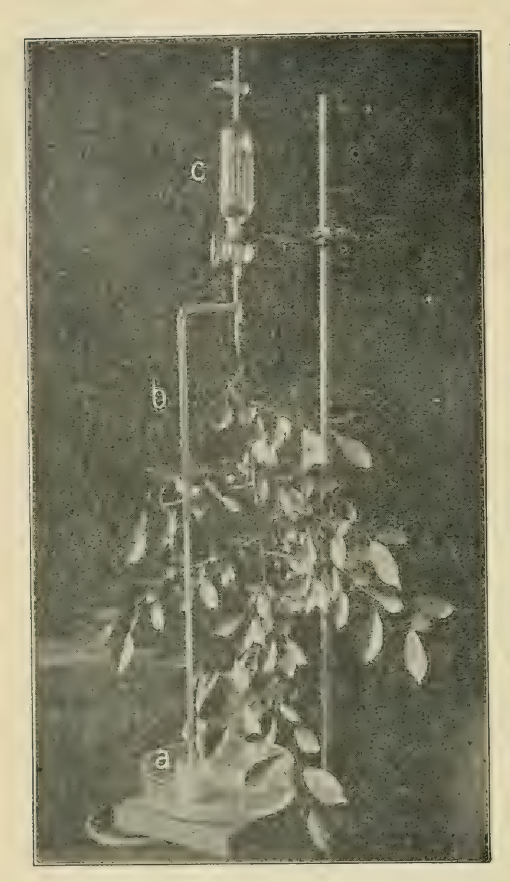
Einleitung.

Mit dem alten und trotz einer großen Fülle von Untersuchungen immer noch nicht geklärten Problem der Wasserbewegung in den Leitbahnen der höheren Pflanzen hängt anscheinend eng die Frage nach der Gasbewegung in ihnen zusammen. Man weiß, daß in den Gefäßen Gas vorhanden ist und unter niedrigerem Druck steht als außerhalb der Pflanze. Es lag nahe, diese Tatsachen in kausalen Zusammenhang mit der Wassersaugung durch die transpirierenden Blattflächen zu bringen. Wollte man aber in dieser Richtung über allgemeine Vermutungen herauskommen, so waren sehr eingehende Ermittelungen über den Grad und die Dauer der Luftverdünnung in den Leitungsbahnen, ferner über ihr Zustandekommen und die Gaswege im Pflanzenkörper überhaupt unerläßlich. Zahlreiche Untersuchungen, besonders in den letzten Jahrzehnten, beschäftigten sich mit diesen Fragen, und doch kann man nicht sagen, daß jetzt auch nur über die wichtigsten Punkte volle Klarheit herrschte. Vielmehr enthält die Spezialliteratur noch eine Menge inkongruenter, ja einander anscheinend ausschließender Angaben, so daß die Übersicht über den Stand des Problems recht erschwert ist.

Orientierungsversuche.

Bei meinen eigenen Untersuchungen über die Gasbewegung in dikotylen Pflanzen ging ich von folgendem Experimente aus. Verbindet man einen beblätterten Sproß luftdicht mit einem wassergefüllten Glasrohr, das mit seinem unteren Ende in Quecksilber taucht, so steigt dieses in dem Rohr in die Höhe, und zwar anfangs in demselben Maße, als der transpirierende Zweig Wasser verbraucht. Bei einer bestimmten

Höhe der Quecksilbersäule treten aus der Schnittfläche Luftblasen aus. Das Quecksilber steigt noch eine Zeitlang weiter, wenn auch mit abnehmender Geschwindigkeit, während der Gasaustritt beständig zunimmt. Nach Erreichung einer Maximalhöhe sinkt das Quecksilber wieder. Zu diesen Versuchen verwendete ich einen Apparat (Fig. 1), der das Auffangen und Ansammeln der ausgetretenen Gasmengen zwecks späterer Analyse gestattete. Die Größe der angewendeten Saugung wurde durch die Höhe der Quecksilbersäule in Zentimetern gemessen, vermehrt um die darauf lagernde Wassersäule, deren Höhe durch 13,5, das spezifische Gewicht des Quecksilbers, dividiert werden muß. Die Wassersäule wurde nur bis zur Schnittfläche des Zweiges gerechnet, wovon noch die Höhe des Gassammelrohrs abgezogen wurde.



Figur 1. Apparat zum Sammeln des aus der Schnittfläche tretenden Gases. a. Quecksilbergefäß, b. Steigrohr, c. Sammelzylinder für das abgeschiedene Gas.

Ein Bild von dem Verlauf der Versuche geben uns die Tabellen 1—5 (Seite 3—6).

Das in den vorliegenden Tabellen dargelegte Steigen und Fallen des Quecksilbers geht aus dem Widerstreit zweier einander entgegenwirkender Ursachen hervor. Durch die transpiratorische Saugung wird das Quecksilber gehoben, das seinerseits auf den Querschnitt des Zweiges eine Saugwirkung ausübt, die sich in das Gefäßinnere fortpflanzt und den Gasaustritt veranlaßt, der die durch Transpiration erzeugte negative Spannung auszugleichen sucht. Solange die Wasseraufnahme an Intensität den Gasaustritt überwiegt, steigt das Quecksilber. Im Stadium des Maximalstandes der Quecksilbersäule ist das Volumen des aufgesogenen Wassers gleich dem Volumen des ausgeschiedenen Gases von einer durch die Höhe der Quecksilbersäule angegebenen Spannung. Tritt mehr Gas aus, als Wasser verbraucht

1. Cotoneaster integerrima

7. VIII. 1912. 21° C. Zweig am 8. VIII. 11^h um 15 cm verkürzt, 11^{20} neu angesetzt.

Zeit	Hg in cm	Differenz pro 10 Min.	Zeit	Hg in cm	Differenz pro 10 Min.
a) 12^{05}	0		b) 11^{20}	0	
12^{10}	1	2	11^{30}	1	1
12^{20}	3	2	12	4,6	1,2
12^{30}	5,2	2,2	12^{30}*)	8,2	1,2 Gasaustritt
12^{40}	7,4	2,2	12^{50}	10,4	1,1
12^{50}	9,6	2,2	1	11,4	1
1	12	2,4	1^{10}	12,3	0,9
1^{10}*)	14,7	2,7	1^{20}	13	0,7
1^{20}	17,3	2,6	1^{30}	13,6	0,6
1^{30}	19,7	2,4	3^{20}	18	0,4
1^{40}	22	2,3	4	18,8	0,2
1^{50}	24,2	2,2	4^{20}	18,9	0,1
2	26	1,8	4^{30}	18,9	0
2^{10}	27,6	1,6	4^{50}	18,7	—0,1
2^{25}	29,4	1,2			
2^{30}	29,5	0,2			
2^{40}	28	—1,5			
2^{50}	26	—2			
3	24,3	—1,7			
3^{10}	22,7	—1,6			
3^{15}	22	—1,4			
3^{25}	20,9	—1,1			
3^{40}	19,6	—0,9			
5^{10}	12,4	—0,8			

*) Um 1^{10} Beginn des kontinuierlichen Gasaustritts.

*) 12^{30} kontinuierlicher Gasstrom.

wird, so muß das Quecksilber sinken. So kann denn unter Berücksichtigung der jeweiligen Höhe der absperrenden Quecksilbersäule die Menge des absorbierten Wassers durch das Volumen des ausgeschiedenen Gases von der betreffenden Spannung direkt gemessen werden. Es hatte beispielsweise bei Aesculus das gesammelte Gas bei Atmosphärendruck ein Volumen von 74 ccm, bei einer Spannung von 38 cm ein Volumen von $\frac{74 \cdot 76}{38} = 148$ ccm. Die Menge des absorbierten Wassers war gleich diesem Volumen, vermehrt um das des gehobenen Quecksilbers, betrug also $148 + 13 = 161$ ccm. Bei Prunus betrug das gesammelte Gas bei 760 mm Druck 76,6 ccm; bei $760 - 350 = 410$ mm Druck $\frac{766 \cdot 76}{41} = 145{,}5$ ccm. Es wurden also $145{,}5 + 12 = 157{,}5$ ccm H_2O absorbiert.

2. Prunus eminens.

Starkverästelter Zweig. 27. IV. 2^{h}.

Zeit	Hg in cm	Differenz pro 5 Min.	
2^{25}	0		
2^{30}	3,5	3,5	
2^{32}	5	3,75	Wenige Bläschen aus mehreren Gefäßen.
2^{35}	6,5	3	
2^{40}	9	2,5	
2^{45}	11	2	
.	.	.	
.	.	.	
.	.	.	
4	40	1,93	
4^{40}	44	0,5	
5^{05}	44,5	0,1	Maximalstand 1 Stunde lang.
5^{10}	44,5	0	
6	43,7	—0,08	
6^{10}	43,5	—0,1	
		28. IX.	
11^{30}	35,5	—0,04	
12	35	—0,08	

In 22 St. 76,6 ccm Gas. $H_2O\text{-Vol.} = \frac{7{,}66 : 760}{760 - 350} = \frac{766 \cdot 76}{41} = 145{,}5$ ccm.

$145{,}5 + 12 = 157{,}5$ ccm H_2O.

In 22 St. 157,5 ccm H_2O absorbiert und 76,6 ccm Gas gesammelt.

In den vorliegenden Versuchen mußte natürlich das Quecksilber verschieden rasch steigen und fallen je nach den gerade herrschenden Transpirationsverhältnissen, der Resistenz der Blätter, Art und Lage der trachealen Elemente, Weite und Inhalt der Gefäße, sowie anderen individuellen Verschiedenheiten der benutzten Zweige. Anfangs steigt immer das Quecksilber mit wachsender Geschwindigkeit bis zu Beginn des Gasaustritts, worauf die Zuwachsgeschwindigkeit bis auf Null sinkt. Der Maximalstand ist je nach den äußeren Umständen und individuellen Verschiedenheiten von variabler Dauer. So schwankt bei Aesculus das Quecksilberniveau am 14. VII. von $9-7^{h}$ nur zwischen 62—64 cm. Hier herrscht also 10 Stunden hindurch ein statisches Gleichgewicht zwischen Wasseraufnahme und Gasabscheidung. Bei anderen Zweigen sinkt dagegen das Hg sofort nach Erreichung des Maximalstandes, und zwar im allgemeinen mit abnehmender Geschwindigkeit; nur bei Beginn kommen Unregelmäßigkeiten zustande. Nachts fällt das Quecksilber rascher als am Tage infolge mangelnder Transpiration, die sonst eine retardierende Wirkung auf das Sinken

3. Aesculus Hippocastanum.

a) Mittelgroßer Zweig, angesetzt 14. VII. 3^h.

Zeit	Hg in cm	Differenz pro Stunde	
14. VII. 3^h	0		
4	12	12	Beginn des Gasaustritts bei Hg = 22 cm
5	22	10	
.	.	.	
.	.	.	
.	.	.	
15. VII. 9^h	63	2,6	
2	64	0,2	Maximalstand d. Hg bei 64 cm.
7	62	—0,4	
16. VII. 9^h	53	—0,64	nachts.
2	51	—0,4	
5	50	—0,3	
17. VII. 12^h	38	—0,6	nachts.

Vom 14. VII. 3 bis 17. VII. 12 in 69 St. 74 ccm Gas und $\frac{74 \cdot 760}{760-380} + 13 = \frac{74 \cdot 76}{38} + 13 = 148 + 13$ = **161 ccm H_2O.**

b) Fortsetzung. 17. VII. 2^h.

Zeit	Hg in cm	Differenz pro Stunde
17. VII. 2^h	37	
18. VII. 9	48	+0,58
2	47	—0,2
19. VII. 11^h	31	—0,76 nachts.
2	29	—0,66
6	27	—0,5
20. VII. 1	19	—0,4
21. VII. 12^h	5	—0,6

Vom 17. VII. 2^h bis 21. VII. in 4 Tagen 71,4 ccm Gas und ungefähr ebensoviel H_2O.

Obwohl schon bei Hg = 22 cm Gas austritt, so steigt doch das Hg in 16 St. von 22 auf 63 cm und bleibt dann 10 St. konstant.

des Quecksilbers ausübt. Dieses geht bei allen Versuchen bedeutend langsamer von statten als der Aufstieg. So steigt bei Aesculus das Hg in 18 St. 63 cm und fällt in 46 St. 64 — 38 = 26 cm und vom 18. VII. 9 früh bis 21. VII. 12 mittags, also in 75 St., 48 — 5 = 43 cm. Das Hg steigt mithin bei diesem Versuch pro Stunde $\frac{63}{18} = \frac{7}{2} = 3{,}5$ cm und sinkt $\frac{27}{46} = 0{,}6$ und $\frac{43}{75} = 0{,}57$ cm.

Wie die Tabellen zeigen, sind Beginn und Intensität des Gasaustritts sehr variabel, nicht bloß bei verschiedenen Zweigen, sondern auch bei demselben in aufeinanderfolgenden Versuchen. Dies ist ein Zeichen, daß der Luftaustritt nicht nur von der Stärke der Saugung abhängig ist. Mithin sind zur Untersuchung der den Gasaustritt bestimmenden Bedingungen Versuche mit künstlich zu regulierender Saugung notwendig.

Was aber obigen Versuchen größeres Interesse verleiht, ist die aus ihnen resultierende Tatsache, daß nicht nur Stunden, sondern oft viele Tage hindurch Wasser aufgesogen wurde, während gleichzeitig

4. Corylus avellana.

Großer, stark verzweigter Sproß.
1. IX. 1912.
Trüber, aber trockener Tag,
Zimmertemperatur 18° C.

Zeit	Hg in cm	Differenz pro 10 Min.	
11^{10}	0		
11^{20}	2	2	
11^{25}	3	2	
11^{40}	7,6	3	
11^{50}	11	3,4	Beginn des Gasaustritts.
12	14	3	Starke Gasabscheidung
12^{10}	15	1	Maximalstand.
12^{20}	14,7	—0,3	
12^{30}	14,2	—0,5	
12^{50}	13,4	—0,4	
1	13	– 0,4	
1^{30}	12	—0,3	
2	11,4	—0,2	

5. Cotoneaster.

Reich verästelter Zweig
10. IX. 2h.

Zeit	Hg in cm	Differenz pro 10 Min.	
2h	0		
2^{30}	3	1	
4^{30}	30,5	2,3	Lebhafter Gasaustritt.
5	32	0,5	
5^{10}	32,4	0,4	
5^{30}	32,8	0,2	Maximalstand.
5^{40}	32,9	0,1	
5^{45}	32,9	0	
6	32,7	—0,15	
11. IX.			
10h	16,5	—1	nachts.
2	11,5	—0,2	
6	7,5	—0,16	

Vom 10. IX. 2h bis 11. IX. 6h **in 28 Stunden 200 ccm Gas und 220 ccm H_2O.**

beständig Gas in größeren Mengen aus der Pflanze austrat. So wurden von Cotoneaster (Tab. 5) in 28 St. 200 ccm Gas ausgeschieden und 220 ccm H_2O absorbiert; von Prunus eminens (Tab. 2) in 22 St. 76,6 ccm Gas und 157,5 ccm H_2O; von einem andern Prunuszweige in 18 St. 100 ccm Gas und ebensoviel H_2O; von Aesculus (Tab. 3) in den ersten drei Tagen 74,8 ccm Gas und 161 ccm H_2O, in den vier darauf folgenden Tagen 71,4 ccm Gas und ebensoviel H_2O. Es kommen also in den Zweigen zwei entgegengesetzt gerichtete Ströme, ein Wasser- und ein Luftstrom, vor. Sie werden erzeugt durch die Saugwirkungen, die einerseits von den transpirierenden Blättern, andererseits von der gehobenen Quecksilbersäule ausgehen. Letztere muß schwächer sein, da sie ja selbst nur eine Folgeerscheinung der transpiratorischen Saugung ist. Dieser Tatsache scheint aber die Richtung des Gasstromes zu widersprechen. Zu einer eingehenden Untersuchung dieser eigenartigen Verhältnisse und gleichzeitig zur Entscheidung der für die Wasserbewegung bedeutungsvollen Frage, ob Luft- und Wasserstrom unabhängig voneinander verlaufen oder aufeinander einwirken, war eine genaue Kenntnis der Bahnen erforderlich, die das durch die Pflanze gesogene Gas einschlägt. Es bestehen nun folgende

Möglichkeiten für den Gasdurchgang.

a) Die Luft, die von den äußersten Zellen der Epidermis aus der Atmosphäre geschöpft wird oder durch Hydathoden, Spaltöffnungen und Lentizellen in die Pflanze eindringt, wird in gelöstem Zustande auf diosmotischem Wege von einer Zelle zur andern geleitet.

b) Die Luft bewegt sich vor allem in gasförmigem Zustande durch ein kommunizierendes System präformierter Hohlräume. Wir hätten es dann weniger mit einer Diffusion als mit einer Filtration zu tun. Die für eine solche Massenbewegung erforderlichen Gasbahnen können sein 1. besondere Durchlüftungsräume oder Interzellularen, 2. Wasserleitungsorgane, und zwar hauptsächlich Tracheen.

Die unter a) erwähnte Bewegungsmöglichkeit kann für sich allein nicht den überaus raschen und auffällig starken Gasaustritt, wie er in den oben angeführten und noch mehr in später zu erwähnenden Versuchen zutage tritt, erklären, da die diosmotische Bewegung viel zu langsam von statten geht. Auch die direkte Beobachtung spricht dagegen. Mittels eines Apparates, der weiter unten beschrieben wird, war es mir möglich, den Stengelquerschnitt mikroskopisch zu beobachten. Das Gas trat bei etwas stärkerer Saugung in ununterbrochenen, perlschnurartigen Ketten hervor, und zwar in so rascher Aufeinanderfolge, daß unbedingt offene Ausführgänge, durch den Schnitt geöffnete Gefäße oder Interzellularen, vorliegen mußten. Meist war von der Seite her ein wirkliches Hervorsprühen der Bläschen zu beobachten, das oft sogar mit deutlich wahrnehmbarem Geräusch verbunden war. Dies wäre unmöglich, wenn die durchgetriebene Luft erst eine permeable Membran diosmotisch zu passieren hätte. Wohl gab es hin und wieder einzelne Stellen, wo das Gas langsam austrat, indem es sich allmählich vorwölbte und zu einer größeren Blase anschwoll, die sich dann losriß. In diesen Fällen kann möglicherweise Diffusion durch eine oberflächliche permeable Membran vorliegen. Wahrscheinlich ist aber die Erscheinung darauf zurückzuführen, daß beim Anfertigen der Schnittfläche offene Ausführgänge zusammengepreßt oder verstopft worden sind. Für die letzte Erklärung spricht auch die Menge des hervorquellenden Gases. Die diosmotische Bewegung kommt in unsern Versuchen nur beim Durchgang der Luft durch die trachealen Wandungen und die Membranen in Betracht, die die offenen Bahnen von einander trennen. Auf der Seite des Überdrucks lösen sich die Gase je nach der Größe ihrer Absorptionskoeffizienten in der Imbibitionsflüssigkeit, durchqueren die Membranen, um auf der andern Seite wieder frei zu werden.

Wir haben nun zu entscheiden, in welchem Maße Interzellulargänge oder Wasserleitungsorgane bei der Massenströmung der Luft

in gasförmigem Zustande beteiligt sind. Scheit[1]) nimmt an, daß das unter der Luftpumpe aus Zweigen austretende Gas nur aus den Interzellularen des Holzes kommt. Er bringt aber keinen Beweis dafür, sondern folgert es nur in konsequenter Weise aus seiner Ansicht, daß in den intakten Pflanzen die Wasserleitungsbahnen vollkommen luftleer und ihre Wandungen für Luft impermeabel sind. Da nun aber diese Ansicht durch die direkte Beobachtung widerlegt wird, so ist auch die Annahme des alleinigen Gasaustritts aus den Interzellularen hinfällig. Auch auf Grund anatomischer Studien kommt man leicht zu der Einsicht, daß die an Zahl so geringen, überaus feinen Interzellularen des Holzkörpers einen so massenhaften Luftaustritt nicht ermöglichen können.

So muß denn bei meinen Versuchen mit dikotylen Holzgewächsen das durchgesogene Gas zum weitaus größten Teil aus den Gefäßen austreten, was ja auch durch die mikroskopische Beobachtung des Querschnitts, sowie durch andere, später noch zu erörternde Tatsachen bestätigt wird. Es erhebt sich nun die Frage: Wie gelangt die Luft in die Gefäße?

Kritik früherer experimenteller Befunde von F. v. Höhnel und E. Strasburger.

F. v. Höhnel[2]) und Strasburger[3]) haben durch anatomische Untersuchungen gezeigt, daß die trachealen Leitungsbahnen vollkommen gegen das Interzellularsystem und lufthaltige Gewebeelemente abgeschlossen sind. Strasburger sah „nie von den trachealen Bahnen aus Tüpfel nach Interzellularen führen“. Wenn in den Lamina der Blätter „ausnahmsweise Interzellularräume direkt an ein Gefäßbündelende anstoßen“, so wird nach ihm „durch entsprechende Verdickung der trachealen Elemente oder durch Ausbildung einer zarten Cuticula an der bedrohten Stelle das Eindringen von Luft erschwert. Schon F. v. Höhnel[4]) wies nach, daß eine offene Kommunikation der Gefäße mit den Spaltöffnungen und Lentizellen, wie sie bis dahin allgemein angenommen worden war, nicht besteht. Nach ihm „erscheint die Vorstellung des Gefäßes als einer allseitig geschlossenen Röhre, durch deren Wandung Luft erst unter einem hohen Außendrucke in

---

[1]) Scheit, Beantwortung der Frage nach dem Luftgehalt des wasserleitenden Holzes. Jenaische Zeitschr. f. Naturw., XVIII, 1885, S. 473.

[2]) F. v. Höhnel, Einige anatomische Bemerkungen über das räumliche Verhältnis der Interzellularräume zu den Gefäßen. Bot. Ztg. 1879, Sp. 541.

[3]) E. Strasburger, Über den Bau und die Verrichtungen der Leitungsbahnen in den Pflanzen. 1891, S. 710/11.

[4]) F. v. Höhnel, Beiträge zur Kenntnis der Luft- und Saftbewegung in der Pflanze. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XII, S. 47 u. ff.

größeren Mengen zu diffundieren vermag, vollkommen gerechtfertigt" (S. 65). Über die Diffusion äußert er sich folgendermaßen: „Bei einem bestimmten negativen Drucke, von 67 cm, strömt aus den Gefäßen kontinuierlich Luft. Dies kann offenbar nur dadurch geschehen, daß bei diesem hohen negativen Druck Luft durch Diffusion von außen in großen Mengen eintritt. Es existiert daher bei den Gefäßen eine Druckgrenze, bei welcher Luft in größeren Quantitäten in die Gefäße zu diffundieren vermag". (S. 66.) Diese Diffusionsgrenze liegt nach v. Höhnel für Prunus Padus bei 67 cm Hg, für Syringa vulgaris bei 61 cm, für Juglans regia bei 68 cm. Diese Angaben über die Größe des Widerstandes der Gefäßwände gegen eindringende Luft wurden von Strasburger[1]) bestätigt, entsprechen aber nicht den Resultaten meiner Untersuchungen. Ich habe bei zahlreichen Versuchen gefunden, daß schon bei Drucken, die weit unter der von beiden Forschern angegebenen Diffusionsgrenze liegen, aus den Gefäßen kontinuierlich Luft strömte, und zwar in Mengen, die das Volumen sämtlicher Hohlräume in den Zweigen um das Mehrfache übertrafen. Das austretende Gas mußte also von außen her in die Pflanze eingesogen worden sein. Da nun meine aus zahlreichen Experimenten auf dem Wege direkter Beobachtung gewonnenen Ergebnisse nicht im Einklang standen mit den von Strasburger und v. Höhnel angegebenen Werten für die Diffusionsgrenze, ich aber auch keinen Grund hatte, die Richtigkeit der Beobachtungen zweier so bedeutender Forscher anzuzweifeln, so suchte ich denn die Ursache dieses Widerspruchs zu ergründen. Dazu bedarf es eines Vergleichs der Versuche und ihrer Methode.

v. Höhnel[2]) benutzte einen dickwandigen 15 cm hohen und 5 cm weiten Zylinder, der durch eine eingekittete, von einer Glasröhre durchbohrte Korkscheibe in zwei Abteilungen zerlegt war. In die obere, die durch eine geschliffene Glasplatte abgeschlossen und teilweise mit Wasser erfüllt war, wurde durch einen seitlichen Tubus das zu untersuchende Zweigstück luftdicht eingefügt, und zwar horizontal, so daß durch die gegenüberliegende Zylinderwand die Schnittfläche beobachtet werden konnte. Der Teil des Glaszylinders unterhalb der Korkscheibe war unten offen, so daß der ganze Apparat als Rezipient auf den Teller der Luftpumpe gesetzt werden konnte.

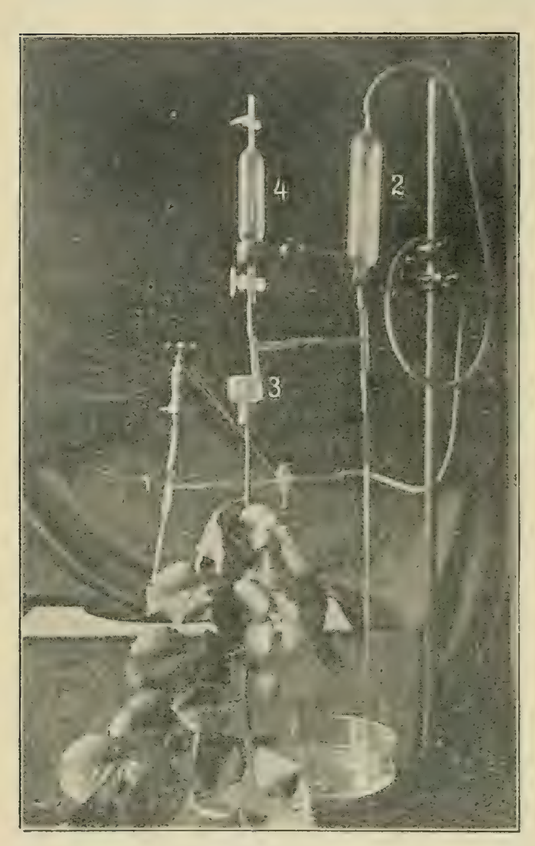
Da mir Höhnels Versuche erst nachträglich bekannt wurden, so benützte ich eine ganz andere Versuchsanordnung, zumal ich noch weitere Anforderungen an meinen Apparat stellte. Er besteht, wie Fig. 2 zeigt, aus 1. einer Wasserstrahlluftpumpe, 2. einem als Rezipienten dienenden Glaszylinder von 500 ccm Inhalt, der nach

---

[1]) l. c. S. 717.

[2]) v. Höhnel, Luft- und Saftbewegung. S. 62.

unten zu in ein 1 m langes, in Quecksilber tauchendes Steigrohr ausläuft, 3. einem als Beobachtungsrohr dienenden Glaszylinder und 4. einem Gassammelrohr mit zwei Glashähnen. Zwischen Wasserstrahlluftpumpe und Rezipienten empfiehlt es sich einen Dreiweghahn einzuschalten, der vor dem Abstellen der Wasserleitung geschlossen wird, um das Eindringen von Wasser in den evakuierten Raum zu vermeiden. Als Beobachtungsrohr, das ich in Anlehnung an einen von Strasburger beschriebenen Apparat in einer Glashütte herstellen ließ, dient ein 3 cm hoher, 4,5 cm weiter Glaszylinder, der einem runden Tintenfasse ähnelt, von dessen Boden an einer Stelle der Peripherie ein vertikales, 8 cm langes Glasrohr ausgeht, das in halber Höhe rechtwinklig ein ebenso weites Glasrohr abgliedert. Dieses ist mit dem Steigrohr des Rezipienten, das vertikale Glasrohr dagegen mit dem Gassammelzylinder mittels Kautschuk luftdicht verbunden. Die untere, weitere Öffnung des Beobachtungsrohres wird durch einen durchbohrten Gummistopfen verschlossen, durch den der zu untersuchende Zweig luftdicht in den Apparat eingeführt wird, und zwar so weit, als es die mikroskopische Beobachtung der möglichst glatten Schnittfläche erfordert. Vor jedem Versuch wurde der ganze Apparat mit Ausnahme des als Vacuum dienenden Glaszylinders mit ausgekochtem Wasser gefüllt, wobei jedes Auftreten von Luftbläschen peinlichst vermieden wurde. In dem wassererfüllten Apparat ist die geringste Undichtigkeit leicht zu bemerken.



Figur 2. Erklärung im Text.

Das Beobachtungsrohr wurde etwas schräg gestellt, so daß die Gasbläschen gleich durch das Ansatzrohr in das Gassammelgefäß

gelangten und nicht erst durch Ansammlung über der Schnittfläche die Beobachtung störten. Auch muß durch geeignete Anordnung der einzelnen Teile des Apparates ein Entweichen von Gasbläschen nach dem Vacuum zu vermieden werden. Der plangeschliffene Boden des zur Aufnahme des Zweiges dienenden Glaszylinders gestattete eine weit bessere Beobachtung der Schnittfläche als bei den Versuchen v. Höhnels, wo die bildverzerrende Wirkung der gebogenen Zylinderwand stören mußte. Mit Hilfe eines stereoskopischen Mikroskops konnte ich die Schnittfläche bei 40—60facher Vergrößerung noch gut beobachten.

Ein anderer Vorteil meiner Versuchsanordnung liegt in der Möglichkeit, das austretende Gas zu sammeln und sein Normalvolumen zu bestimmen. Somit ist ein objektives Maß für die Intensität des Gasaustritts gegeben, die v. Höhnel und Strasburger nur schätzungsweise beurteilen konnten. Hierbei führt die Subjektivität des Beobachters leicht zu Irrtümern, zumal es ja bei Evakuationsversuchen fast unmöglich ist, aus dem scheinbar oft so massenhaften Austritt der Luft auf die wirklich vorhandene Gasmenge im Normalzustande zu schließen, da sich ja die Luftbläschen sofort beim Austritt, entsprechend dem im Rezipienten herrschenden Drucke, ausdehnen. Höhnel selbst weist darauf hin[1]), wie gerade hierdurch so viele Forscher bei der Untersuchung dieser und ähnlicher Fragen auf ganz falsche Bahnen gelenkt worden sind, und er zeigt, wie z. B. 3 ccm Luft von Atmosphärendruck bei einem Druck von $76 - 70 = 6$ cm Hg im Rezipienten ein Volumen von $\frac{76 \cdot 3}{6} = 38$ ccm $= 38000$ cmm annehmen, denen nach Höhnel ungefähr 100 000 Bläschen entsprechen würden.

Ich gehe nun zur Beschreibung meiner Experimente und ihrer Ergebnisse über: Es wurden immer frische, unter Wasser abgeschnittene Zweige benützt. Sie wurden, soweit sie sich im Beobachtungsrohr und Gummistopfen befanden, entrindet, damit nicht durch Vermittlung der Lentizellen Luft direkt durch die Rinde eingesogen wurde, was ja schon bei geringer Saugung geschieht. Die Zweige wurden für die Aufnahme in den Apparat unter reinem Wasser präpariert; auch beim Ansetzen des Versuchs wurde der Luftzutritt zu dem Stengelquerschnitt möglichst vermieden. Durch die Wasserstrahlluftpumpe wurde dann ein negativer Druck in dem als Vacuum dienenden Glaszylinder erzeugt. Da dieser 500 ccm Inhalt hatte, so sank selbst bei starkem Gasaustritt der negative Druck im Apparat nur sehr langsam. Nach gewisser Zeit wurde die Saugung erneuert. So war ein Arbeiten mit

---

[1]) l. c. S. 65.

einem bestimmten, wenn auch nicht ganz konstanten Negativdruck möglich. Um Mißverständnissen vorzubeugen, möchte ich gleich hier erwähnen, daß ich unter einer Saugung oder einem negativen Druck von x cm Hg eine Verminderung des Luftdrucks im Rezipienten auf 76 — x cm verstehe. Eine Saugung von 20 cm wäre also gleichbedeutend mit einem positiven Druck von 56 cm.

Nachdem ein genügendes Gasvolumen gesammelt worden war, wurde der Versuch abgebrochen, das gewonnene Gas analysiert und der Apparat wieder mit ausgekochtem Wasser gefüllt, worauf der Versuch fortgesetzt wurde, ohne daß in der Zwischenzeit der Zweig aus dem Beobachtungsrohr entfernt worden war.

Da ich später die einzelnen, Interesse heischenden Erscheinungen noch genauer zu erörtern habe, so sehe ich davon ab, schon hier eine Schilderung einzelner Versuche zu geben. An dieser Stelle möchte ich nur einige Zahlen anführen, aus denen man ersieht, welche Gasmengen ich bei den verschiedenen Versuchszweigen erhielt, und zwar bei Negativdrucken, die immer mehr oder weniger weit unter der von v. Höhnel und Strasburger angegebenen Diffusionsgrenze liegen.

Tabelle.

Vergl. Tabelle am Schluß der Arbeit Nr.	Name des Zweiges	Durchschnittliche Saugung in cm Hg	Dauer der Saugung in St.	Gas-Vol. in ccm pro t St.	Gas-Vol. in ccm pro St.
		höchstens			
I B 1—7	Fagus silvatica	30 cm	158	599	3,79
III B 1—8	Sorbus aucuparia	30—10	141	593	4,2
IV A 1—7	Corylus avellana	50—20	97	435	4,48
VI A 1—10	„	40—20	158	784	5
VI B 1—11	„	40—20	154	933	6,05
VI B 6	„	40—20	3½	88,6	25,3
„ „ 7	„	40—30	1¼	71	56,8
„ „ 8	„	40—26	1¾	75,4	43
VII A 1—10	Salix alba × fragilis	30—10	77	1238	16
„ „ 4	„	30—10	5	198	39,6
„ „ 6 u. 7.	„	30—20	1½	108	72
„ „ 10	„	30—20	1¾	90,6	51,77
„ „ 12	„	50—45	½	56,6	113,2
VII B 1—10	„	50—15	126	693	5,5
VII C 1—12	„	40—10	96	1438	14,9
„ „ 4	„	30—10	4	183	45,7
„ „ 6	„	30—14	1¾	92,5	52,8
„ „ 7	„	30—20	1½	112	74,7
„ „ 8	„	40—12	3½	156	44,57
„ „ 10	„	30—20	2	108	54

Die Untersuchungsobjekte waren stets mehrjährige, beblätterte Zweige von mittlerer Größe.

Die in vorliegender Tabelle dargelegten Zahlen für die in der Zeiteinheit austretenden Gasvolumina stehen in schroffem Gegensatz zu der Behauptung v. Höhnels[1]), daß „eine stärkere Diffusion von Außenluft in das Gefäßinnere hinein selbst bei ziemlich hohem Außendrucke nicht stattfindet".

v. Höhnel fand beim Aussaugen eines 15 cm langen und 1 cm dicken, unverletzten Zweigstückes, daß der bei einer Saugung von 70 cm sehr lebhafte Gasaustritt aus dem Stengelquerschnitt schon bei 50 cm aufhörte, bei erneutem Saugen erst wieder bei 67 cm begann, um nun bei 51 cm aufzuhören. So stieg denn nach mehrfacher Wiederholung des Auspumpens der zur Veranlassung des Luftaustritts erforderliche negative Druck ganz allmählich auf 67 cm, wo nach v. Höhnel die Diffusionsgrenze lag. Bei all seinen Versuchen operiert er mit 15—30 cm langen Zweigstücken, während ich große, beblätterte Sprosse benützte. Wenn dies auch, wie wir später sehen werden, von hoher Bedeutung für den Ausfall der Versuche ist, so wird doch dadurch, wie ich mich experimentell überzeugte, das abweichende Verhalten der Gefäße gegenüber dem Luftdurchgang nicht völlig erklärt. Der Widerspruch in den Versuchsergebnissen, der in Höhnels und meinen Experimenten in so auffallender Weise zutage tritt, kann also nur in der Verschiedenheit der angewandten Methode begründet sein.

v. Höhnel verwendet einen kleinen Rezipienten, wo also das austretende Gas sehr schnell die herrschende negative Spannung vermindern muß, was ein Eindringen von Wasser in die Gefäße an die Stelle der herausgesogenen Luft zur Folge hat. Da diese Operation mehrere Male wiederholt wird, so werden schließlich sämtliche tracheale Bahnen, sowie auch die Interzellularen mit Wasser vollständig injiziert, wodurch der schnelle Durchgang der Gase unmöglich gemacht wird, da ja an die Stelle der raschen Filtration durch offene Bahnen die überaus langsame diosmotische Bewegung treten muß. Auch der Gaseintritt in die Gefäße, der sich fast ausschließlich durch die Tüpfel vollzieht, muß, wenn diese kapillar mit Wasser verstopft sind, bedeutend erschwert werden. Treten schließlich doch noch Luftblasen in den Gefäßen auf, so entstehen Luft-Wasserketten, die, wie die Untersuchungen von Jamin, Zimmermann, Plateau u. a. gezeigt haben, einer einseitig wirkenden, bewegenden Kraft einen außerordentlichen Widerstand entgegensetzen. Hierzu gesellen sich noch die bedeutenden Hindernisse durch Verengungen der Leitungsbahnen, die das Wasser kapillar festhalten. Zeigte doch Jamin, daß ein enges Kapillarröhrchen mit 8 Verengungen selbst bei einem Druck von

---

[1]) l. c. S. 65.

zwei Atmosphären der Luft den Durchgang verwehrt. Deshalb können denn auch in den Versuchen von Strasburger und v. Höhnel die in die Leitungsbahnen diffundierten Luftmengen nicht sofort in die Erscheinung treten.

v. Höhnel hat selbst beobachtet, daß bei Verwendung großer Rezipienten, wo also das austretende Gas die Druckverhältnisse nicht so schnell ändern kann, „selbst bei geringeren Drucken, als von 67 cm, ein tagelanges kontinuierliches Austreten aus Holz und Rinde stattfindet"[1]). Als Begründung hierfür gibt er an: „Die Schwierigkeit, den Gefäßen alle Luft zu entziehen, ist genügend zur Erklärung, warum aus denselben so lange Luft austritt. Ein zweiter Grund für dieses Verhalten der Gefäße liegt darin, daß die unter der Luftpumpe aus dem Holze austretenden Luftmengen scheinbar viel größer sind, als dies tatsächlich der Fall ist"[2]). Nach Höhnels Ansicht entstammt folglich das tagelang austretende Gas allein der schon bei Beginn des Versuches im Stengel vorhandenen Binnenluft, ist also nicht erst von außen in die Gefäße hinein diffundiert. Durch eine längere Berechnung sucht er diese Ansicht plausibel zu machen. Gemessen hat er freilich die austretenden Luftmengen nicht. Aus meinen in Tabellen zusammengestellten Versuchsergebnissen geht aber hervor, daß unter gewissen Umständen selbst bei mäßiger Saugung in kurzer Zeit Gasmengen aus den Gefäßen ausströmen, die an Volumen den ganzen Zweigstengel um das Mehrfache übertreffen, mithin erst durch Diffusion in die Gefäße gelangt sein können. Diese Zahlenwerte widerlegen die Ansicht v. Höhnels.

Noch ein anderer schwerwiegender Einwand läßt sich gegen seine Diffussionsversuche erheben. Er operiert nämlich mit Zweigstücken, die innerhalb des Rezipienten nicht entrindet sind. Die Luft kann nur durch die Lentizellen eindringen, die, wie Höhnel selbst gezeigt hat, nicht mit den Gefäßen kommunizieren, wohl aber mit den Rindeninterzellularen, die zum Teil am Querschnitt geöffnet sind. Da nun das Gas bei seinem Durchgang durch die Pflanze natürlich die Bahnen, die die geringsten Widerstände bieten, bevorzugt, so strömt es bei mäßiger Saugung ausschließlich durch die Interzellulargänge der Rinde, die eine direkte Verbindung zwischen den außerhalb des Rezipienten befindlichen Lentizellen und den geöffneten Ausführgängen des Querschnitts vermitteln. Daher dringt die Luft bei geringer Saugung garnicht erst bis zu den weiter innen gelegenen Gefäßen vor. Das Gas muß also allein aus dem Rindenquerschnitt austreten, wie dies auch bei den Versuchen v. Höhnels der Fall ist. Erst bei sehr hoher Saugung, wo die rindenständigen Interzellulargänge für die Beförderung

---

[1]) l. c. S. 64. [2]) l. c. S. 64/65.

der massenhaft eindringenden Luftmengen nicht mehr ausreichen, kann Luft zu den Gefäßen gelangen und die trachealen Wandungen diosmotisch passieren. Da die mit Wasser erfüllten Gefäßlumina eine Massenströmung des Gases nicht gestatten, so kann dies nur langsam und in spärlichen Mengen am Querschnitt zutage treten.

Ich weiß nicht, ob schon Strasburger den soeben erörterten Übelstand in der Versuchsanordnung v. Höhnels, der die Ergebnisse stark beeinflussen mußte, erkannt hat. Jedenfalls erwähnt er ihn in seiner Besprechung der betreffenden Experimente nicht, doch entrindet er bei der Wiederholung der Versuche die benutzten Objekte, soweit sie sich im Rezipienten befinden. Doch auch gegen Strasburgers Untersuchungsmethoden lassen sich schwerwiegende Bedenken geltend machen. Da er mit der einzigen Ausnahme von Wistaria sinensis nur entlaubte Zweige oder Zweigstücke verwendet, so kann die Luft nur durch die Lentizellen eintreten, die aber gerade zur Zeit der Versuche, nämlich im Dezember, für Gas schwer durchlässig sind. Auch sind zum Teil die benutzten Objekte, z. B. Acer, wegen der Englumigkeit ihrer Gefäße für eine Untersuchung über die Widerstandskraft trachealer Wandungen gegen Eindringen von Luft wenig geeignet, da sich ja zu dieser noch die bei engen Gefäßen besonders großen und zahlreichen Reibungswiderstände addieren, die den raschen Durchgang der Luft hemmen.

All diese Faktoren arbeiteten darauf hin, daß die für die Diffusionsgrenze gefundenen Werte zu hoch ausfielen. Aus einigen Äußerungen v. Höhnels geht auch zur Genüge hervor, daß dieser Forscher selbst Gelegenheit hatte, sich von der sehr eingeschränkten Gültigkeit der von ihm aufgestellten „Diffusionsgrenze“ zu überzeugen. So findet er[1], „daß schon bei geringeren Drucken Luft in merklichen Mengen in die Gefäße zu dringen im Stande ist“, und ferner[2]: „Selbst bei Drucken von nur wenigen Zentimetern diffundierte noch Luft in die Gefäße“. Dies zeigt schon, welcher Wert der von v. Höhnel gefundenen Größe der Diffusionsgrenze beizumessen ist, zumal sie für Verhältnisse aufgestellt worden ist, wie sie in unversehrten, transpirierenden Pflanzen kaum jemals vorkommen.

Die von v. Höhnel und Strasburger benutzten, sehr kurzen Zweigstücke wurden vor dem eigentlichen Versuch durch vielstündiges, oft tagelanges Auspumpen vollkommen von der in ihnen enthaltenen Luft befreit und ganz mit Wasser injiziert. Nun sind aber bekanntlich die Leitungsbahnen, ganz abgesehen von den Interzellularen, nie ganz luftfrei, höchstens im Frühjahr, kurz vor der Knospenentfaltung. Diese Zeit kann aber für die von v. Höhnel und Strasburger erörterte Frage

[1]) l. c. S. 75. [2]) l. c. S. 76.

gar nicht in Betracht kommen, da infolge des starken Wurzeldrucks die für eine lebhafte Diffusion nötigen Zugspannungen in den Leitungsbahnen unversehrter Pflanzen fehlen. Doch komme ich hierauf noch später zurück.

Auch gelten die Angaben der genannten Autoren nur für sehr kurze Zweigstücke, nicht für ganze Sproße, denen ja durch Transpiration dauernd Wasser entzogen wird. Dies erklärt auch den zwischen ihren und meinen Versuchsergebnissen bestehenden Widerspruch.

Untersuchung der für die Gasbewegung in dikotylen Holzgewächsen maßgebenden Faktoren.

Schwierigkeiten beim Vergleich infolge individueller Verschiedenheiten der Versuchsobjekte.

Die Untersuchung der für die Gasbewegung maßgebenden Faktoren wird besonders durch die großen, kaum zu eliminierenden, individuellen Verschiedenheiten der Untersuchungsobjekte erschwert. Ist es doch selbst bei großer Auswahl äußerst schwierig, oft sogar unmöglich, für Parallelversuche zwei Zweige zu finden, die in allen für die Gasbewegung in Betracht kommenden Punkten übereinstimmen, so z. B. in der Größe der transpirierenden Fläche, Länge und Dicke des Stengels, Zahl und Weite der Gefäße und vor allem im Luftgehalt der trachealen Elemente. Dazu gesellen sich die durch das Präparieren der Schnittfläche unter Wasser bedingten Ungleichheiten, wie z. B. Verstopfungen und Quetschungen einzelner Gefäße, wodurch die Aufnahmefähigkeit für Wasser starke Einbuße erleidet. Dies und eventuell ungleiche transpiratorische Saugung verändern den Wassergehalt der Leitungsbahnen, von dem, wie wir bald sehen werden, die Widerstandskraft der Gefäßwandung gegen eindringende Luft in hohem Maße abhängig ist. All diese Faktoren können das Endresultat beeinflussen und müssen daher bei der Interpretation der Versuche berücksichtigt werden. Dies ist auch der Grund, weshalb ich mich, um eine Tatsache sicher zu konstatieren, nie auf ein einzelnes Experiment stützen durfte.

Eine andere störende Fehlerquelle ist dadurch gegeben, daß man die Saugung längere Zeit hindurch nicht völlig auf konstanter Höhe erhalten kann, da ja das austretende Gas die vorhandene Spannung vermindert. Damit dies möglichst langsam geschieht, muß der als Vacuum dienende Glaszylinder ein großes Volumen haben. Bei Parallelversuchen wurden natürlich diese Glasbehälter gleich groß gewählt,

so daß die verschieden rasche Abnahme der Spannung im Apparat gleichzeitig ein Maßstab für die Geschwindigkeit des Gasaustritts aus gleichen Stengelquerschnitten ist. Die obere und untere Grenze des für die Dauer eines Versuchs herrschenden negativen Druckes ist in den Tabellen immer angegeben; ebenso die Gesamtmenge des durchgesogenen Gases und für eine vergleichende Betrachtung auch das pro Stunde gewonnene Gasvolumen. Da nun nachts die Spannung nicht erneuert werden kann, so muß bei den sich über eine Nacht erstreckenden Versuchen im Verhältnis zu denen von kurzer Dauer das Gasvolumen pro Stunde kleiner ausfallen, als es nach der Größe der durchschnittlichen Saugung zu erwarten ist. Mithin ist bei einer vergleichenden Betrachtung der in den Tabellen zusammengestellten Resultate auch die in Stunden angegebene Versuchsdauer zu berücksichtigen.

Abhängigkeit der Diffusionsgeschwindigkeit von der Größe der Saugung.

Zur Bestimmung des Abhängigkeitsverhältnisses zwischen Durchgangsgeschwindigkeit und Größe der Saugkraft wurden Parallelversuche mit zwei morphologisch und physiologisch möglichst gleichwertigen Zweigen derselben Spezies, eventuell desselben Baumes unter genau den gleichen Bedingungen, nur mit verschieden starker Saugung ausgeführt. Um von der individuellen Verschiedenheit der Objekte, die die Ergebnisse stark trübte, unabhängig zu sein, wurden ferner Experimente an ein und demselben Zweige mit sukzessiver Variation der zu untersuchenden Bedingung, in diesem Falle also der Spannung, angestellt. Im allgemeinen wurden auf diesem Wege bessere Resultate erzielt, vorausgesetzt, daß sich während der Dauer der vergleichenden Versuche nicht der Zustand des Zweiges wesentlich änderte. Da aber, wie wir sehen werden, die Geschwindigkeit der Luft bei ihrem Durchgang durch Pflanzen die Resultante aus verschiedenen, überaus variablen Größen darstellt, so war eine allgemein gültige Formel für ihre Abhängigkeit von der Größe der Saugkraft nicht aufzustellen. Ich konnte immer nur konstatieren, daß mit der Steigerung der Spannung das pro Stunde austretende Gasvolumen zunahm. Ich verzichte daher darauf, die einzelnen Versuche näher zu beschreiben und verweise nur auf die am Schluß der Arbeit zusammengestellten Tabellen, besonders auf Tabelle VI A und B; VII A, IX A und X.

In diesen Tabellen kann man aus aufeinander folgenden Versuchen mit verschieden hohem, negativem Druck leicht die Proportionalität zwischen Diffusionsgeschwindigkeit und Saugkraft erkennen.

Abhängigkeit des Luftdurchganges vom Wassergehalt der Pflanzen.

1. Allmähliche Zunahme der Durchgangsgeschwindigkeit bei konstanter Saugung.

Öfters wiederkehrende Ausnahmen von der soeben gekennzeichneten Proportionalität, die sich besonders zu Beginn und oft auch gegen das Ende längerer Versuchsreihen bemerkbar machten, legten mir den Gedanken nahe, daß dieser Erscheinnung eine von der Größe der Saugung unabhängige Periodizität in der Intensität des Gasdurchgangs zugrunde liege. Diese Vermutung wurde durch einige Versuche, die an ein und demselben Zweige mit konstanter Saugung ausgeführt wurden, vollkommen bestätigt.

Der periodische Verlauf des Vorgangs tritt sehr deutlich in der graphischen Darstellung zutage, wenn man die in gleichen Zeiten bei demselben negativen Druck erhaltenen Gasvolumina in gleichen horizontalen Abständen als Ordinaten in ein rechtwinkliges Koordinatensystem einträgt. Infolge der periodischen Veränderung erhält man an Stelle einer graden Linie immer eine Kurve, deren Konkavität der Abszissenachse zugewendet ist. Sie steigt anfangs steil an, flacht sich dann ab, um eine Zeitlang mehr oder weniger horizontal zu verlaufen, und nähert sich meistens am Ende längerer Versuchsreihen allmählich der Abszissenachse. Unregelmäßigkeiten in dem gleichmäßigen Verlauf der Kurve sind stets auf Schwankungen in der Größe der Saugkraft zurückzuführen, die nicht immer zu vermeiden waren.

Ich gehe nun zur Besprechung einzelner Versuche über. Die uns interessierenden Zahlenwerte sind in kleinen Tabellen zur besseren Übersicht zusammengestellt. Näheres ist aus den umfassenderen Tabellen am Schluß der Arbeit zu ersehen. Die folgenden Zahlen geben in ccm die auf je 1 Stunde reduzierten Volumina des bei den einzelnen Versuchen ausgetretenen Gases und absorbierten Wassers an.

	siehe Tabelle								
Fagus silvatica	I B	Gas-Vol. pro St. in ccm	1,7	2,8	3,4	3,4	4,24	5,37	6
Corylus avellana	V A	Gas-Vol.	0	1,3	1,55	1,8	6,1		
		H_2O-Vol.	7,7	5,73	5	4,15	1,44		
Corylus avellana	V B	Gas-Vol.	0	0,57	1,06	1,55	4,35		
		H_2O-Vol.	6,77	4,63	4,35	4	1,22		
Corylus avellana	VIII A	Gas-Vol.	0	0,5	1	1,8	7,3	10,4	34,1
		H_2O-Vol.	10,5	6,7	3,8	2	0,66	0,37	0

Aus dieser Tabelle ersieht man, daß das pro Stunde austretende Gasvolumen beständig zunimmt, obwohl bei allen Versuchen einer

Reihe die Dauer der Aussaugung und die Größe des Negativdruckes annähernd gleich sind. Als Ursache für diese Erscheinung, die uns auch bei allen späteren Untersuchungen in augenfälliger Weise entgegentreten wird, kommt nur die ständige Abnahme des Wassergehalts der trachealen Leitungsbahnen in Betracht, die dadurch bewirkt wird, daß infolge der Saugung und Verminderung der Filtrationsfähigkeit der Schnittfläche die Wasserzufuhr den durch Transpiration bedingten Wasserverlust nicht decken kann. So wird denn nach und nach das Wasser in den Gefäßen aufgebraucht; die kapillaren Wasserverstopfungen in den Gefäßverengungen schwinden, wodurch die Leitungsorgane der freien Gasbewegung erschlossen werden. In demselben Maße wie das Wasser in den Hofräumen der Tüpfel verdunstet, wird das Eindringen von Luft in die trachealen Elemente erleichtert, da ja schließlich die Gasteilchen nur noch die äußerst dünnen, imbibierten Schließhäute in gelöster Form zu durchwandern haben, während sonst an die Stelle der überaus langsamen diosmotischen Bewegung die bedeutend raschere Massenströmung in Gasform getreten ist.

So muß denn die Widerstandskraft der trachealen Wandungen gegen das Eindringen von Luft, sowie die Geschwindigkeit der Gasbewegung in den Gefäßen abhängig von dem Wassergehalt der Pflanzen, insbesondere der Leitungsorgane sein, was ja auch in all meinen Experimenten in auffälliger Weise in die Erscheinung tritt.

Denn nur scheinbare Ausnahmen bildeten einige Versuche, in denen bei konstanter oder sogar zunehmender Saugung die Quantität des stündlich austretenden Gases sich verminderte und erst nach einiger Zeit zunahm. Beispiele hierfür bietet folgende Tabelle, die drei Versuche mit Coryluszweigen umfaßt.

1.	Saugkraft in cm Hg	Hg. = 70-60			Hg = 50 40 cm				
	Gas-Vol. pro St.	4,3	3,33	1,33	1,7	2,5	3,2	6,3	ccm
2. siehe Tab. VI B	Saugkraft	Hg = 20-30		30	30-15	40-20 cm			
	Gas-Vol.	—	3,5	2,5	6,0	19,5 ccm			
	H_2O-Vol.	6	2,9	1,3	0,06	0 „			
3. siehe Tab. VIII C	Saugkraft	Hg = 30 23		Hg = 50-40 cm					
	Gas-Vol.	—	1,35	0,9	1,33	2,75 ccm			
	H_2O-Vol.	6,9	4,5	4	2	1,15 „			

In der 1. Versuchsreihe betrug die Dauer der Aussaugung bei den ersten drei Gasportionen je 3 Stunden, bei den späteren je 20 Stunden. Die Kurve für das pro Stunde gewonnene Gasvolumen sinkt zuerst bei gleichbleibender Saugung, steigt aber von der vierten

Gasportion beständig, obwohl die Spannung um 20 cm Hg abgenommen hat.

Die 2. und 3. Versuchsreihe zeigt ebenfalls in übereinstimmender Weise trotz erhöhten negativen Druckes eine anfängliche Abnahme der Austrittsgeschwindigkeit.

Auch in diesem abweichenden Verhalten offenbart sich die hohe Bedeutung des Wassergehalts für die Luftdurchlässigkeit trachealer Elemente. Durch die Saugung wird nämlich die schon bei Beginn des Versuchs in den Zweigen befindliche Luft ausgedehnt und größtenteils aus der Pflanze entfernt, um beim Nachlassen der Spannung durch Wasser ersetzt zu werden. So wird unter Umständen der Sproß mehr oder minder vollständig mit Wasser injiziert, wodurch kontinuierliche Wasserbahnen und somit die Grundlage einer besseren Wasserversorgung geschaffen werden, was die Erhöhung der Widerstandskraft gegen Eindringen von Luft und Abnahme der stündlich austretenden Gasmenge zur Folge hatte. Wenn mit der Zeit aus noch zu erörternden Gründen der Wassergehalt der Pflanzen geringer wurde, so mußte natürlich die Durchgangsgeschwindigkeit für Luft wieder zunehmen.

Untersuchung der Ursachen für die allmähliche Abnahme der Permeabilität dikotyler Pflanzen für Luft.

Es ist nun noch die Frage zu entscheiden, ob das allmähliche Ausklingen der Gasausscheidung gegen das Ende längerer Versuchsreihen zurückzuführen ist 1. auf eine Verminderung der Permeabilität trockener Membranen für Luft; 2. auf eine Herabsetzung der Leitungsfähigkeit für Gase infolge von Verstopfungen der Gefäßlumina.

Nach meiner Ansicht ist die erste Ursache auszuschalten, und zwar aus folgenden Gründen:

Die Abnahme des in der Zeiteinheit austretenden Gasvolumens läuft nicht parallel mit dem Austrocknungsprozeß. Sie tritt in manchen Versuchsreihen schon an noch vollkommen turgeszenten Zweigen auf, wo also infolge der fortbestehenden, wenn auch stark reduzierten Wasseraufnahme von einem Austrocknen der Schließhäute noch nicht die Rede sein kann, zumal ja die Binnenluft des Holzes stets mit Wasserdampf nahezu gesättigt ist.

In andern Fällen war dagegen bei konstanter Saugung eine Herabsetzung des Gasautritts auch bei langer Versuchsdauer überhaupt nicht festzustellen. So nimmt z. B. bei Fagus (Tab. I B) die Kurve für die Durchgangsgeschwindigkeit bei konstanter Saugung von 30 cm Hg während der ganzen Versuchsdauer von sieben Tagen kontinuierlich zu, obgleich schon nach dem ersten Tage die Blätter völlig dürr und zusammengerollt sind.

Versuche mit Zweigen, die durch monatelanges Liegen an der Luft vollständig ausgetrocknet waren, zeigten deutlich, daß die atmosphärischen Gase die trockenen Tracheenwände bedeutend leichter durchdringen als die imbibierten. Hiermit stimmen auch die experimentellen Befunde zahlreicher Forscher vollkommen überein. So kommt Strasburger[1]) auf Grund einiger Versuche mit Zweigstücken, die er mittels Alkohol lufttrocken gemacht hat, zu dem Ergebnis, „daß die Filtration der atmosphärischen Gase durch eine trockene Gefäßwand sich leichter vollzieht als ihre rasche Diffusion durch eine imbibierte“. Aus Versuchen mit Längszylindern aus Koniferenholz zieht er den Schluß: „daß feuchte Schließhäute die Luft schwerer als trockene durchlassen, zeigte sich in allen Versuchen“[2]). Schon früher ist Wiesner[3]) zu dem Ergebnis gekommen: „Je stärker eine Parenchym- oder Holzzelle mit Wasser imbibiert ist, desto langsamer erfolgt der Druckausgleich“; und Drude[4]) behauptete, „daß die trockene Zellmembran (bzw. Holzzellwand) sehr viel leichter von Luft durchsetzt werde, als die mit Wasser durchtränkte“. Auch noch andere Forscher, wie Scheit, Böhm, Steinbrink, haben sich für eine größere Permeabilität trockener Membranen ausgesprochen. Freilich fehlt es auch nicht an entgegengesetzten Ansichten; doch kommen wir noch später darauf zurück.

Gegen die Auffassung, daß die allmählich sich geltend machende Verminderung des Gasaustritts auf die geringere Permeabilität trockener Membranen zurückzuführen sei, spricht auch der Umstand, daß bei Parallelversuchen unter genau denselben äußeren Bedingungen diese Abnahme sich in ganz verschiedener Zeit und in ungleicher Stärke bemerkbar machte, obwohl doch dafür Sorge getragen war, daß das Austrocknen der Zweige in annähernd gleicher Zeit erfolgte.

Für diese Unregelmäßigkeiten sind nur Verstopfungen der Gefäßlumina verantwortlich zu machen, die ja bei so langer Versuchsdauer nicht ausbleiben konnten. Durch die Herstellung der Schnittfläche werden nämlich zahlreiche Parenchymzellen des Holzes und der Rinde, sowie Markstrahlzellen geöffnet; ihre protoplasmatischen Inhaltsstoffe quellen auf und bilden eine Schleimschicht, die sich allmählich über die ganze Schnittfläche ausbreitet. Dadurch wird, wie schon De Vries[5])

---

[1]) Strasburger, Leitungsbahnen S. 728.

[2]) Strasburger, l. c. S. 752.

[3]) Wiesner, Versuche über den Ausgleich des Gasdruckes in den Geweben der Pflanzen. Sitzungsber. d. Wiener Akad. d. Wiss., Math.-naturw. Kl. Bd. LXXIX. 1879, S. 392.

[4]) Zitiert nach Strasburger l. c. S. 729.

[5]) De Vries, Über das Welken abgeschnittener Sprosse. Arb. d. bot. Inst. zu Würzburg, 1873, Bd. I, S. 287—301.

und v. Höhnel[1]) gezeigt haben, die Aufnahmefähigkeit der Schnittfläche für Wasser bedeutend herabgesetzt. Aber auch der Luftaustritt mußte dadurch erschwert werden.

Dieselbe Wirkung hatte auch die Bildung von Schutzgummi und Thyllen, die nach Weber[2]) und nach Wieler[3]) bei den dikotylen Hölzern schon sehr bald nach der Verwundung beginnt. Durch die mit Schutzgummi oder Thyllen erfüllten Gefäße kann aber, wie Böhm[4]) zeigte, selbst bei einem Druck von 1—3 Atm. weder Luft noch Wasser gepreßt werden.

Zu diesen Hindernissen gesellen sich noch bei meinen Versuchen Veränderungen, die dadurch hervorgerufen wurden, daß die Schnittfläche durch kurzes Eintauchen in stark verdünnte Lösungen von Sublimat oder Formalin sterilisiert wurden, um die Mitwirkung von Bakterien bei der Veränderung der durchgesogenen Luft auszuschließen. Diese in geringen Quantitäten aufgesogenen Flüssigkeiten diffundieren durch die Gefäßwandungen in die benachbarten lebenden Zellen, wo sie das Protoplasma zum Koagulieren bringen. Welchen ungünstigen Einfluß dies auf den Gasdurchgang ausübte, zeigten mehrere Parallelversuche mit Zweigen, die Sublimat oder Formalin in verschiedenen Konzentrationen aufgesogen hatten. So traten z. B. aus einem von drei gleichen Coryluszweigen, der nur ganz minimale Mengen von Sublimat aufgezogen hatte, in 160 Stunden 843 ccm Gas bei einer Saugung von 50—15 cm Hg aus; aus dem zweiten Zweige in derselben Zeit 273 ccm bei einem negativen Druck von 60—20 cm und aus dem dritten, der am längsten in Sublimat gestanden hatte, nur 36 ccm bei einer Saugung von 70—30 cm Hg. Bei vielen Zweigen, die durch vielstündiges Aufsaugen von Sublimat oder Formalin getötet waren, erhielt man selbst bei voller Saugung nur äußerst winzige Bläschen.

Abhängigkeitsverhältnis zwischen Gasaustritt und Wasseraufnahme.

In den auf Seiten 18 und 19 angeführten Versuchen, in denen auch das pro Stunde absorbierte Wasservolumen Berücksichtigung fand,

---

[1]) F. v. Höhnel, Über die Ursache der raschen Abnahme der Filtrationsfähigkeit von Zweigen für Wasser. Bot. Ztg. 1879, S. 296.

[2]) C. A. Weber, Über den Einfluß höherer Temperaturen auf die Fähigkeit des Holzes, den Transpirationsstrom zu leiten. Ber. d. deutsch. bot. Ges. 1885, S. 367.

[3]) Wieler, Über den Anteil des sekundären Holzes der Dikotyledonen-Gewächse an der Saftleitung. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XIX, S. 106.

[4]) Böhm, Über Funktion und Genesis der Zellen in den Gefäßen des Holzes. Sitzungsber. d. Wien. Akad. d. Wiss., Bd. LV, II. Abt. 1867, S. 852.

zeigt es sich ausnahmslos, daß mit dem Einsetzen der Saugung und des dadurch bewirkten Gasaustritts sofort die Wasseraufnahme stark reduziert wird und auch weiterhin beständig abnimmt, zuerst langsam, dann rasch, in demselben Verhältnis, wie das austretende Gas an Quantität zunimmt. In der graphischen Darstellung verlaufen also die Kurven für das in der Zeiteinheit austretende Gasvolumen und für die in gleicher Zeit aufgesogene Wassermenge immer in entgegengesetzter Richtung, entweder auf einander zu, beim Nachlassen der Spannung, oder von einander weg. Später, bei Beginn des Welkens, werden diese Verhältnisse mehr und mehr verwischt und schließlich nähern sich beide Kurven gemeinsam der Abszissenachse, ein Zeichen dafür, daß Verstopfungen die Gefäße unwegsam für Wasser und Luft gemacht haben.

Den bisher erwähnten Versuchen möchte ich noch einige charakteristische Fälle hinzufügen als Beweis dafür, daß wir es hier mit einer allgemeinen Erscheinung zu tun haben.

siehe Tabelle		in ccm									
XIII	Populus nigra	Gas-Vol.	—	0,5	—	1,25	1,57	2,61	3,28	0,44	0,3
		H_2O-Vol.	5	4	6	3,66	2,5	1,5	0,88	0,3	0,06
XIV A	Salix alba × fragilis	Gas-Vol.	—	1,4	3,8	2,25	3,5	3,36	3,2	2,0	
		H_2O-Vol.	4	2,3	2	2,23	1,3	0,83	0,33	0,2	
IV B	Corylus avellana	Gas-Vol.	—	3,2	6,3	4,66	9,55	4,43	3,1		
		H_2O-Vol.	5,8	3,1	1,7	0,6	0,2	0,3	0,18		
	Prunus eminens	Gas-Vol.	—	4,1	3,2	5,3	7,8	8,9	8,6		
		H_2O-Vol.	11	5,1	5,5	3,5	1,2	0,4	0,2		

Diese Versuche zeigen deutlich, wie beim Aufhören oder Nachlassen des Gasaustritts die Wasseraufnahme frischer Zweige zunimmt. Dadurch wird auch der Einwand widerlegt, daß die allmähliche Herabsetzung der Wasserabsorption nicht in direkter Beziehung zum Luftaustritt steht, sondern allein durch die Verminderung der Filtrationsfähigkeit der Schnittfläche bedingt ist. Zweifellos wirkt aber diese mit. Wie stark dadurch das Ergebnis der Untersuchung beeinflußt wird, ersehen wir aus folgenden Tabellen, wo an einem gleich großen Kontrollzweige, der genau so präpariert wurde wie die Versuchszweige, die tägliche Wasseraufnahme bei Atmosphärendruck bestimmt wurde. Die Gas- und Wasservolumina sind auch hier wieder auf je 1 St. reduziert.

Corylus avellana. (Tab. IV A u. C.)

Versuchszeit in St.	Versuchszweige		Kontrollzweig
	Gas-Vol.	H_2O-Vol.	H_2O-Vol.
$6^1/_2$	—	10,6	9
$9^1/_2$	0,9	6,7	8,3
32	1,6	4,5	7,5
16	5,4	0,75	5
4	12,5	0,25	5
16	5,8	0,5	4,5
5	12	—	4

Sorbus aucuparia. (Tab. III A—C.)

Versuchszeit in St.	Versuchszweige I.		Versuchszweige II.		Kontrollzweig
	Gas-Vol.	H_2O-Vol.	Gas-Vol.	H_2O-Vol.	H_2O-Vol.
1	—	1,5	—	1,8	1,5
18	4,1	0,3	3,5	0,5	1,3
15	7,3	0,14	3,8	0,13	0,9
22	9	0,1	4,0	0,02	0,23
8	5,6	0,06	10,6	—	0,2

Corylus avellana. (Tab. VI A—C.)

Versuchszeit in St.	Versuchszweige I.		Versuchszweige II.		Kontrollzweig
	Gas-Vol.	H_2O-Vol.	Gas-Vol.	H_2O-Vol.	H_2O-Vol.
1	—	10	—	6	8
26	2,46	4,0	3,5	2,9	6,5
24	3,3	0,6	2,5	1,3	4,5
14	7,5	0,1	6,0	0,06	2,2

Diese Versuche, denen ich noch viele andere mit gleichen Ergebnissen anreihen könnte, zeigen zur Genüge, daß bei den Kontrollzweigen die Wasseraufnahme ausnahmslos in viel geringerem Maße abnimmt als bei den entsprechenden Versuchszweigen; was ein sicheres Zeichen dafür ist, daß außer der Verminderung der Filtrationsfähigkeit noch andere Faktoren die rasche Abnahme der Wasserabsorption bei den Aussaugungsversuchen herbeiführen.

Ursachen der Verminderung des Wassertransports in Pflanzen bei Saugversuchen.

Als Ursachen hierfür kommen in Betracht:

1. Verminderung der wasserbewegenden Kraft, da ja bei den Saugversuchen der äußere Luftdruck mehr oder weniger ausgeschaltet wird.

2. Herabsetzung der Leistungsfähigkeit der Wasserbahnen infolge störenden Luftaustritts.

Um zu untersuchen, wie weit bei meinen Versuchen Luftdruckdifferenzen beim Wasseraufstieg in den trachealen Bahnen dikotyler Holzgewächse beteiligt sind, bestimmte ich die Wasserabsorption einiger Zweige bei voller Saugung der Wasserstrahlpumpe. Damit die bei längeren Versuchen unvermeidliche Abnahme der Filtrationsfähigkeit der Schnittfläche das Ergebnis nicht trübt, wird der Wasserkonsum für sehr kurze Zeit bestimmt, was eine Abänderung in der Apparatur erfordert.

Der Sproß wird luftdicht mit einem langen, engen Glasrohr verbunden, das im unteren Teil mit Wasser gefüllt und mit einer Skala zur genauen Bestimmung der in der Zeiteinheit aufgesogenen Wassermengen versehen ist. Diese werden in den folgenden Tabellen durch die Zahl der Teilstriche angegeben. Das obere Ende des Glasrohrs wird mit der Saugpumpe verbunden.

Bei beginnender Saugung steigt anfangs das Wasser ein wenig infolge der Ausdehnung der Binnenluft des Zweiges. Ebenso sinkt bei plötzlichem Nachlassen der Spannung das Niveau ein wenig infolge der Kontraktion der in die Leitbahnen eingesogenen Luftblasen. Im allgemeinen ist diese Wasserabnahme ungefähr gleich der Wasserzunahme bei Beginn des Versuchs, wesentlich größer nur bei ganz frischen Zweigen mit maximaler Saftfülle, die einer längeren, starken Saugung unterworfen werden. Diesen Verhältnissen muß natürlich bei der Berechnung der Zahlenwerte Rechnung getragen werden.

Von den zahlreichen, nach dieser Methode ausgeführten Versuchen will ich hier nur ein Beispiel anführen.

Ein kleiner Coryluszweig wurde am 2. X. früh unter Wasser abgeschniten und ließ Gas erst bei einem negativen Druck von 70 cm Hg austreten. Die durch Transpiration erzeugte Wasserabnahme im Glasrohr betrug bei normalem Luftdruck in $^1/_4$ St. 5, bei einer Saugung von 73 cm Hg in 25 Minuten 7 Teilstrichen; also pro Stunde im 1. Fall 20, im 2. nur 16,8 Teilstriche. Am nächsten Tage, dem 3. X., begann der Gasaustritt schon bei 65 cm Hg, am 4. X. sogar bei 48 cm Hg. Für die Wasseraufnahme, die abwechselnd bei Atmosphärendruck und einer negativen Spannung von 73 cm Hg stattfand, gilt folgende Tabelle, in der die Zahlen die pro Stunde aufgesogenen Wassermengen, gemessen in Teilstrichen der Skala, angeben:

	am 3. X.					am 4. X.		
Zeit	9—10	10—11	12—1	1—2	2—3	10—11	11—12	1—2
bei Atm.-Druck	21,6	—	16	—	16	10	—	8
Saugung von 73 cm Hg	—	14,4	—	14	—	—	6	—

Aus dieser Tabelle geht hervor:

1. daß selbst bei einer Saugung von 73 cm Hg, bei der ein sehr lebhafter Gasaustritt aus zahlreichen Gefäßen in die Erscheinung tritt, noch viel Wasser aufgenommen wird;

2. daß bei Beginn starken Gasaustritts das Volumen des pro Stunde aufgesogenen Wassers abnimmt, nach dem Aufhören der Gasausscheidung aber wieder zunimmt, jedoch den Anfangswert nicht mehr ganz erreicht;

3. daß die Wasserabsorption bei vollkommen frischen Laubsproßen durch starke Saugung lange nicht so sehr beeinflußt wird, wie bei Zweigen, die schon längere Zeit im Wasser stehen. So beträgt in unserm Falle das Verhältnis der bei einer negativen Spannung von 73 cm Hg und bei normalem Luftdruck in gleicher Zeit aufgenommenen Wassermengen am 2. X. $\frac{16,8}{20} = 0,84$; am 3. X. $\frac{14,4}{21,6} = 0,66$; am 4. X. $\frac{6}{10} = 0,6$.

Auch diese Tatsache spricht dafür, daß die Reduktion der Wasseraufnahme weniger auf Ausschluß des Luftdrucks als auf Einsaugung von Luftblasen in die Leitungsbahnen beruht, welcher Vorgang ja bei frischen, völlig mit Wasser gesättigten Zweigen langsamer vonstatten gehen muß.

Um die störende Wirkung des Gasaustritts abzuschwächen, verwendete ich zu einigen Versuchen Zweige, deren unterer Teil durch vorsichtiges Kochen von aller Luft befreit und deren Schnittfläche durch eine Kautschukkappe verschlossen wurde, so daß die Wasseraufnahme nur seitlich durch die entrindeten Holzkörper möglich war. Unter diesen Umständen ist der Unterschied in der Wasserabsorption bei gewöhnlichem Luftdruck und einer Saugung von 73—74 cm sehr gering; die Differenz beträgt in einem Fall bei Prunus 21—19,2 = 1,8 Teilstriche. Diese geringe Abweichung findet ihre Erklärung in einer schwachen Verminderung der Leitfähigkeit infolge der Ausdehnung eingesogener Luftblasen.

Diese Versuche, bei denen der Luftdruck fast vollkommen aufgehoben ist, gewinnen größeres physiologisches Interesse dadurch, daß sie die von Böhm[1]) auf anderem Wege gefundene Tatsache bestätigen,

[1]) Böhm, Ursache des Saftsteigens. Ber. d. deutsch. bot. Ges., 1889, S. (53).

daß der Atmosphärendruck als hebende Kraft aus dem Problem des Saftsteigens auszuschalten ist.

Noch in anderer Beziehung sind diese Versuche für die Wasserbewegung von Interesse. Wie die direkte Beobachtung zeigt, werden bei der angewendeten negativen Spannung von 73—74 cm Hg durch den störenden, überaus lebhaften Gasaustritt zahlreiche Bahnen der Wasserleitung entzogen; da aber trotzdem die Wasseraufnahme nur geringe Einbuße erleidet und die Zweige lange Zeit hindurch frisch bleiben, so ersieht man hieraus, daß verhältnismäßig wenige Bahnen für eine genügende Wasserversorgung ausreichen.

Ferner liefern diese Versuche, sowie die aus früheren Experimenten gewonnene Tatsache, daß Zweige tagelang trotz starker Luftströmung Wasser in größeren Quantitäten transportieren, einen Beweis für die ungleiche Widerstandsfähigkeit der verschiedenen trachealen Elemente gegenüber den mit hohem Unterdruck verbundenen Schädigungen in der Leitfähigkeit. Auf die Ursachen und die hohe physiologische Bedeutung der dadurch ermöglichten Arbeitsteilung im Leitungssystem komme ich später noch zurück.

Verhalten der Leitungsbahnen verschiedener Jahresringe gegenüber Luftdurchgang.

Die in den bisherigen Versuchen dargelegte Abhängigkeit der Permeabilität trachealer Wandungen für Luft von dem Wassergehalt der Gefäße erklärt uns auch den ungleichen Anteil der Leitungsbahnen verschiedener Jahresringe am Gasaustritt. Bei Beginn der Saugung treten aus einzelnen Gefäßen der verschiedensten Jahresringe ganz unregelmäßig Luftblasen aus, die zweifellos schon vor Beginn des Versuchs in der Pflanze waren. Bei mäßiger Saugung und lebhafter Wasseraufnahme hört nach einiger Zeit der Gasaustritt auf. Wird dann der Unterdruck allmählich gesteigert, so tritt Luft nur aus den innersten Jahresringen aus und erst bei sehr hohen negativen Drucken, meist über 50 cm Hg, auch aus einzelnen Gefäßen der jüngsten Jahresringe frischer Zweige. Diese werden ja am ausgiebigsten mit Wasser versorgt und legen so dem Luftdurchgang größere Hindernisse in den Weg.

Da nun aber die Transpiration fast ungeschwächt fortdauert, während hingegen die Wasserzufuhr beständig abnimmt, so verwischen sich nach und nach die Unterschiede zwischen inneren und äußeren Jahresringen in bezug auf die Quantität des austretenden Gases, bis schließlich bei ausgetrockneten Zweigen die durchgesogene Luft, die auf ihrem Durchgang quer durch die Pflanze zuerst auf die Wandungen der peripherischen Gefäße trifft, diese sogar bevorzugt.

Beginn des Gasaustritts.

Der Beginn des Luftaustritts aus Zweigen muß natürlich nach dem Vorhergesagten sehr variabel sein. Auch er richtet sich vor allem nach dem Wassergehalt der trachealen Elemente. Das zeigt z. B. folgender Versuch:

Ein großer, reich beblätterter Zweig von Populus nigra ließ zu Beginn des Versuchs bei einer Saugung von 11 cm Hg aus einem, bei 12 cm Hg aus vielen Gefäßen Gas austreten. Eine Stunde lang wurde mit 20 cm Hg gesogen und dann der Unterdruck plötzlich aufgehoben. Nachdem nun der Zweig eine Stunde hindurch bei normalem Luftdruck Wasser aufgesogen hatte, war ein Gasaustritt erst bei einer Saugung von 28—30 cm Hg zu konstatieren. Es wurde jetzt kurze Zeit mit 30 cm Hg gesogen, sodann im Apparat der Normaldruck wiederhergestellt; bei wieder beginnender, ganz langsam gesteigerter Saugung waren Luftblasen am Querschnitt bei 45 cm Hg zu bemerken. Nach plötzlichem Nachlassen einer Spannung von 70 cm begann der Gasaustritt erst bei 58—60 cm Hg. Ganz ähnliche Verhältnisse treten bei allen andern Versuchen in die Erscheinung.

Durch Aufheben des Unterdrucks werden nämlich — infolge Einpressens von Wasser — in den Gefäßen kontinuierliche Wasserfäden hergestellt, die eine bessere Wasserversorgung der Zweige gestatten und somit den Gasdurchtritt erschweren. Solche künstlich injizierten Sproße welken bekanntlich auch viel später als andere abgeschnittene Pflanzen. Die Kontinuität der Wassersäulen kann auch durch vorsichtiges Kochen des unteren Stengelteiles herbeigeführt werden. Behandelt man so Laubsprosse, die zwar noch ziemlich frisch, wenn auch schon für Luft stark durchlässig sind, so lassen sie nach dieser Manipulation anfangs nur bei sehr bedeutender Triebkraft Gas passieren, was sich freilich bei der rasch erfolgenden Austrocknung gebrühter Zweige sehr bald ändert.

Auf Grund des Gesagten ist es nur natürlich, daß Zweige, deren Verdunstung vermindert oder gar völlig unterdrückt wird, schwer permeabel für Luft werden. So nahm bei einem kleinen, luftdicht in einem großen Glasbehälter eingeschlossenen Sproß von Rhus typhina der Gasaustritt, der schon bei 10 cm Hg begann und bei 15 cm Hg sehr lebhaft war, sofort rasch ab und war nach kurzer Zeit bei einer Saugung von 50 cm Hg bedeutend schwächer als an einem transpirierenden Kontrollzweige bei 15—20 cm Hg. — Bei einem negativen Druck von 30—15 cm Hg traten in 6 Tagen nur 36, d. h. pro Stunde 0,225 ccm Gas aus; bei 50—20 Hg in 4 Tagen 64, also pro Stunde 0,66 ccm.

Ferner zeigten Versuche mit sistierter Transpiration nie die an abgeschnittenen, transpirierenden Zweigen unvermeidlichen periodischen Schwankungen in der Intensität des Gasaustritts bei gleichbleibender

Saugkraft. So ist bei einem kleinen Laubsproß von Rhus typhina während der ganzen Versuchsdauer von fast 7 Tagen das pro Stunde austretende Gasvolumen konstant, wie folgende Tabelle darlegt:

Saugung in cm Hg	Zeit in St.	Gas-Vol. in ccm	Gas-Vol. pro St.
50—15	48	31	0,64
50—14	20	12,68	0,634
50—15	68	43,5	0,64

Erklärung der widerspruchsvollen Ansichten über die Permeabilität imbibierter Membranen für Luft.

Die vom Wassergehalt der Leitungsbahnen abhängige, in weiten Grenzen sich bewegende Variabilität in der Widerstandskraft trachealer Wandungen gegen das Eindringen von Luft gibt uns auch den Schlüssel zur Erklärung der widerspruchsvollen Ansichten über die Permeabilität feuchter Membranen für atmosphärische Gase. So sagt Böhm[1]), „daß frische, zirka 50 cm lange Zweige von Acer, Aesculus, Betula, Tilia usw. für komprimierte Luft ganz oder fast ganz impermeabel sind“ und S. 54: „In Erwägung des Umstandes, daß durch wasserreiche Zweige mit engeren Gefäßen selbst bei einem Überdrucke von mehreren Atmosphären Luft nicht gepreßt werden kann“. — Scheit[2]) folgert aus seinen Versuchen: „daß durch den Margo der feuchten Schließmembran Luft erst unter außerordentlich hohem Drucke zu passieren vermag, wie er außerhalb der Pflanze nicht gegeben ist“. Daher können nach ihm[3]) „innerhalb der Wasserleitungsorgane der geschlossenen Pflanzen keine Luftblasen vorkommen“.

So ließen sich aus der umfangreichen Literatur über das Saftsteigeproblem leicht noch viele Stellen anführen, wo von einer Impermeabilität imbibierter Membranen für Gase die Rede ist. Wie lassen sich nun diese von verschiedenen Forschern aufgestellten Behauptungen mit meinen Versuchsergebnissen vereinbaren?

Sie sind ausnahmslos, soweit sie überhaupt auf experimenteller Grundlage beruhen und nicht bloße logische Deduktionen sind, von Versuchen abgeleitet werden, wo die Luft nicht durch die Zweige oder Holzzylinder gesogen, sondern durchgepreßt wird. Für einzelne Membranen könnte dies ja gleichgültig sein, nicht aber für längere

---

[1]) Böhm, Ursache des Saftsteigens. Ber. d. deutsch. bot. Ges., Bd. VII, 1889, S. (46).

[2]) Scheit, Wasserbewegung im Holz. Bot. Ztg. 1884, S. 182.

[3]) Scheit, Beantwortung der Frage nach dem Luftgehalt des wasserleitenden Holzes. Jenaer Zeitschr. f. Nat., Bd. 18, 1885, S. 477.

Holzstücke. Hier müssen die wassererfüllten Leitungsbahnen mit ihren Verengungen, die kapillaren Wasserverschlüsse in den Hofräumen der Tüpfel, sowie in den Spaltöffnungen und Lentizellen der unter Wasser getauchten Untersuchungsobjekte dem Luftdurchgang ganz enorme Widerstände entgegensetzen und Gas nur diosmotisch passieren lassen. Dazu kommt noch, daß beim Einpressen von Luft Jamin'sche Ketten entstehen, deren außerordentlich hohe Widerstandsfähigkeit gegen einseitig gerichteten Druck ja hinreichend bekannt ist. Bei den Aussaugungsversuchen werden hingegen infolge der fortdauernden Verdunstung die Zweige wasserärmer; die kapillaren Wasserverschlüsse werden nach und nach aufgehoben, und mit der Entfernung des Wassers aus den vegetabilischen Leitungsorganen werden diese dem freien Gasaustausch geöffnet.

Abhängigkeit der Geschwindigkeit des Luftdurchgangs durch Pflanzen von der Weite der Gefäße.

Für die Geschwindigkeit des Gasdurchtritts kommt, abgesehen von dem Wassergehalt der Leitungsbahnen, vor allem noch die Weite der Gefäße in Betracht. Nach dem Gesetz von Poiseuille ist die Geschwindigkeit der Gasbewegung in Kapillaren proportional dem angewandten Druck und der vierten Potenz des Durchmessers und umgekehrt proportional der Länge des Rohres. Freilich läßt sich dieses Gesetz nur in beschränktem Maße auf die vegetabilischen Gefäße anwenden, da diese infolge der eingeschalteten Querwände und der spiraligen und netzförmigen Verdickungsleisten dem Luftdurchgang viel größeren Widerstand entgegensetzen. Auch durch die Permeabilität trachealer Wandungen für Luft und die adhärierende Wasserschicht wird ein abweichendes Verhalten bedingt.

Die bei verschiedenen Gefäßen in weiten Grenzen schwankende Variabilität all dieser Faktoren macht natürlich jedes Bestreben, die Abhängigkeit der Geschwindigkeit des Luftdurchgangs von der Gefäßweite in einer allgemein gültigen mathematischen Formel zum Ausdruck zu bringen, von vornherein illusorisch. Dazu gesellen sich die großen experimentellen Schwierigkeiten; und selbst wenn es gelänge, sämtliche in einem Stengel vorhandenen Gefäße bis auf das zu untersuchende einwandsfrei zu verstopfen, so würde doch auch dieses bei seinem Zusammenhang mit den andern Leitungsorganen durch diese Operation nicht unbeeinflußt bleiben.

Bei meinen Versuchen offenbarte sich die Abhängigkeit der Durchgangsgeschwindigkeit von der Gefäßweite in der allgemeinen Erscheinung, daß bei Beginn der Saugung das Gas zuerst immer aus den weiteren trachealen Elementen ausströmte. — Ferner hatte ich

an Sprossen mit ungleichmäßig ausgebildetem Dickenwachstum wiederholt Gelegenheit zu beobachten, daß bei mäßiger Triebkraft der Luftaustritt sich nur auf die Leitungsbahnen in den breiteren Teilen der Jahresringe beschränkte oder wenigstens diese stark bevorzugte. Die mikroskopische Untersuchung zeigte denn auch, daß gerade dort im allgemeinen die weitesten Tracheen waren.

Die öfters zu konstatierende Tatsache, daß bei Gefäßen mit gleichem Durchmesser die ausströmenden Gasmengen verschieden groß sind, hat sicherlich ihre Ursache in einer Ungleichheit: 1. in der Lage der betreffenden Leitungsbahnen zu luftführenden Interzellulargängen, 2. in der variablen Größe der Reibungs- und Filtrationswiderstände im Innern der trachealen Elemente. Ferner muß man immer bedenken, daß es bei einer vergleichenden Betrachtung der Abhängigkeit zwischen Gefäßweite und Geschwindigkeit des Luftdurchgangs vor allem auf die Weite der engsten Stellen in den trachealen Elementen ankommt.

Auch die großen quantitativen Unterschiede in den Gasvolumen, die aus verschiedenen Pflanzenarten unter gleichen äußeren Umständen und Bedingungen in der Zeiteinheit austreten, sind zum großen Teil auf Differenzen in der durchschnittlichen Gefäßweite zurückzuführen. So wird bei meinen Versuchen der auffallend rasche und leichte Gasaustritt bei der Weide erklärlich, deren Leitkörper ja nur aus weitlumigen, dünnwandigen Gefäßen besteht. Auch bei der Eiche strömt schon bei mäßiger Saugung viel Luft aus dem Frühholz älterer Jahresringe, wo die meisten Gefäße eine bedeutende Weite haben. Dagegen lassen Acer campestre und platanoides, sowie Aesculus Hippocastanum, die sehr enge Gefäße haben, selbst bei sehr hohem Unterdruck nur wenig Gas austreten.

Einfluß von Erschütterungen der Pflanzen auf die Gasbewegung.

Wie man sich leicht überzeugen kann, wird der Luftdurchtritt durch heftige Erschütterungen der Pflanzen sehr beschleunigt. So strömte mitunter während eines viele Minuten anhaltenden Klopfens beständig Gas in viel größeren Quantitäten aus als unter gewöhnlichen Umständen; hierauf machte sich aber für längere Zeit eine deutliche Abschwächung der Luftabscheidung bemerkbar.

Die Widerstandsfähigkeit der in den Leitungsbahnen enthaltenen Luft-Wasser-Ketten gegen eine einseitig wirkende, bewegende Kraft mußte also bedeutend geringer geworden sein, was wohl dadurch zu erklären ist, daß die Erschütterungen der Zweige Deformationen der Interzellularen und der trachealen Elemente zur Folge haben, wodurch an den eingeschlossenen Luftblasen die Menisken zerstört werden, auf

deren Konstitution ja von Naegeli[1]) und Zimmermann[2]) die äußerst geringe Beweglichkeit der Jamin'schen Ketten zurückgeführt wird. Mit dieser Erklärung steht die von Zimmermann gefundene Tatsache im Einklang, daß die Widerstandsfähigkeit einer Luft-Wasser-Kette gleich nach ihrer Bildung verschwindend klein ist, doch nach längerer Ruhezeit bedeutend zunimmt, um nach einigen Stunden ihren größten Wert zu erreichen.

Untersuchung der relativen Bedeutung der Spaltöffnungen und Lentizellen als Eingangspforten für das durch Pflanzen gesogene Gas.

Zur Beantwortung dieser Frage wurden Parallelversuche mit zwei gleichen Zweigen ausgeführt, die einen langen unbeblätterten Stengel und eine gleich große, dichte Blattkrone aufwiesen. Diese wurde nach dem ersten, unter gleichen Bedingungen angestellten Parallelversuch bei einer Serie von Zweigen in Wasser getaucht oder abgeschnitten und die Schnittfläche luftdicht verkittet, während bei den anderen Zweigen der blattlose Stengelteil entrindet und mit Gelatine verklebt wurde, die Blattkrone aber unversehrt blieb.

Nach dem bisher Gesagten ist es wohl ohne weiteres einleuchtend, daß die Interpretation der so erhaltenen experimentellen Ergebnisse sehr erschwert wird, und zwar 1. durch die großen individuellen Verschiedenheiten der Untersuchungsobjekte, 2. durch die periodischen Schwankungen in der Durchgangsgeschwindigkeit des Gases, bedingt durch den Wassergehalt der beiden Zweige, der sich natürlich bei der verschiedenen Versuchsanordnung ungleich rasch ändern muß. Diese Fehlerquelle ist auch nicht bei den sukzessiv an ein und demselben Zweige ausgeführten Untersuchungen zu umgehen, zumal die Experimente infolge der jedesmaligen, langwierigen Entfernung der im Zweig zurückgebliebenen Luftmenge über eine lange Zeit ausgedehnt werden müssen. Unter diesen Umständen verzichte ich darauf, die nicht immer eindeutigen Resultate hier anzugeben und weise nur auf ein allgemeines Ergebnis hin.

Die Austrittsgeschwindigkeit des durchgesogenen Gases zeigte nämlich ein diametral entgegengesetztes Verhalten, je nachdem die obwaltenden Versuchsbedingungen den Lufteintritt nur durch die Stomata oder nur durch die Lentizellen gestatteten. Im ersten Falle nimmt die Austrittsgeschwindigkeit des Gases trotz gleichen Unterdrucks be-

---

[1]) Naegeli, Über die Theorie der Kapillarität. Sitzungsber. d. Kgl. bayr. Akad. d. Wiss., 1866, I, S. 597, 605, 609.

[2]) Zimmermann, Über die Jamin'sche Kette. Ber. d. deutsch. bot. Ges., 1883, S. 384.

ständig zu (Tab. I B), im zweiten Fall dagegen langsam ab, trotzdem die Saugung verstärkt wird (siehe Tab. I A, Fagus silvatica und II Corylus avellana). Dementsprechend sinkt der für den Beginn der Luftabscheidung erforderliche negative Druck im ersten Fall (Fagus) von 12 auf 9 cm Hg, während er im zweiten Fall hingegen bei Fagus von 12 auf 35—40 cm Hg und bei Corylus von 7 auf 22 cm Hg steigt.

Dieses abweichende Verhalten wird zum Teil durch den verschiedenen Wassergehalt in den trachealen Leitungsbahnen verursacht. Der allmähliche Austrocknungsprozeß muß selbstverständlich im ersten Fall wegen der bedeutend größeren Verdunstungsfläche viel rascher erfolgen als im zweiten. Doch wird dadurch noch nicht erklärt, warum bei dem zweiten Versuch (Tab. I A), im schärfstem Gegensatz zu dem ersten, trotz erhöhter Triebkraft die täglich gelieferte Gasmenge sogar kontinuierlich abnimmt. Man müßte denn gerade eine allmähliche Wasserinjektion annehmen, wofür aber kein Grund vorliegt. Denn bei dem langsamen Luftaustritt brauchte die Saugung nur selten erneuert zu werden; auch wurde jedes plötzliche Nachlassen des Unterdrucks und somit ein Einpressen von Wasser vermieden.

Nach meiner Meinung deutet die Erscheinung eher darauf hin, daß mit dem Austrocknen der oberflächlichen Schichten Formveränderungen der toten Zellen im Porenkork Hand in Hand gehen, die einen Schluß der Interzellularen des Periderms herbeiführen. Ein solcher Vorgang wäre natürlich für die selbsttätige Regulation der Wasserdampfabgabe von hoher biologischer Bedeutung. Da aber hierüber bis jetzt nichts bekannt ist, so können nur spätere genaue Untersuchungen der anatomischen Verhältnisse die Richtigkeit der aus dem Experiment gezogenen Schlußfolgerung prüfen.

Versuche über die Gasbewegung mit dikotylen Freilandpflanzen.

Zur Widerlegung des Einwandes, meine Experimente mit abgeschnittenen Zweigen ließen keine Schlüsse auf die Gasbewegung in intakten Pflanzen zu, dehnte ich meine Untersuchungen auch auf Freilandpflanzen, dikotyle Bäume und Sträucher, aus. Dazu bedurfte es freilich einer vollkommenen Änderung in der Apparatur. Die Versuchsanordnung war folgende (Fig. 3):

An einem geeigneten Seitenzweige des zu untersuchenden Strauches oder Baumes wird der Wipfel entfernt und der Aststumpf mittels Kautschuks luftdicht mit dem einen Schenkel eines h-förmigen Glasrohres verbunden, das am entgegengesetzten Ende den mit zwei Glashähnen versehenen Gassammelzylinder trägt. Der zweite nach unten gerichtete Schenkel des h-förmigen Rohrs ist mit einem Dreiweghahn und weiterhin mit einem 50 cm langen und 3 cm weiten Glasrohr

verbunden, das ich als Meßrohr bezeichnen will. Es bildet mit einem zweiten, eben so langen und weiten, doch oben offenen Glasrohr, dem Niveaurohr und einem dazwischen eingeschalteten dickwandigen Gummi-

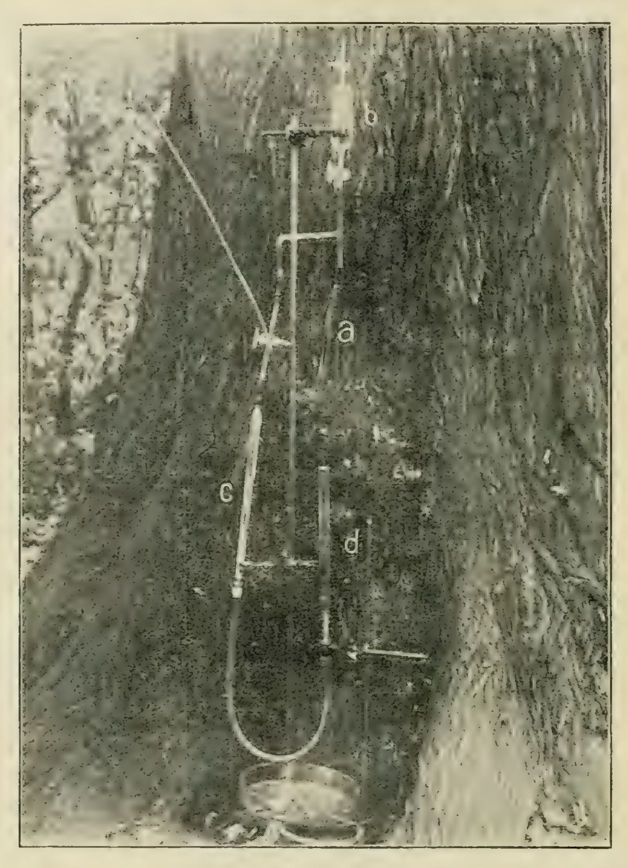


Fig. 3. Apparat zur Saugung an einem abgeschnittenen Zweig (Wasserreis) eines Baumes im freien Lande. (Erklärung im Text.)
a. Versuchsweig, b. Sammelzylinder, c. Meßrohr, d. Niveaurohr.

schlauch ein **U**-förmiges System kommunizierender Röhren. Dieses wird vor Beginn des Versuchs zum Teil mit Quecksilber, der ganze übrige Apparat mit ausgekochtem Wassre gefüllt. Durch Heben und Senken des Niveaurohrs wird auf den Stengelquerschnitt ein Über- oder Unterdruck ausgeübt, dessen jeweilige Größe durch die Niveaudifferenz des Quecksilbers in Zentimetern gemessen wird unter Berücksichtigung der im Meßrohr über dem Quecksilber befindlichen Wassersäule, die in ihrem unteren Teile, gerechnet vom Quecksilberspiegel bis zur Höhe des Stengelquerschnitts, als Saugung, in ihrem oberen Teil hingegen als Druck wirkt. Bei der Abmessung der ein-

zelnen Bestandteile des Apparats war Sorge dafür getragen worden, daß sich bei mittlerer Saugung die beiden Teile der Wassersäule in ihrer Wirkung gerade kompensierten. — Um den durch Gasaustritt verursachten Druckausgleich möglichst zu verzögern, wurden Meß- und Niveaurohr ziemlich weit gewählt. Zur Erneuerung des Unterdrucks ohne Unterbrechung des Versuchs wird das aus dem Sammelgefäß durch die austretende Luft in das Meßrohr verdrängte Wasser, welches das Quecksilber herunterdrückt, mit Hilfe des Dreiweghahnes durch Heben des Niveaurohrs nach außen befördert.

Die Versuchsergebnisse sind im chemischen Teil in der Tabelle auf S. 79 zusammengestellt; hier will ich nur weniges bemerken. Der Gasaustritt beginnt bei Salix während der ganzen Versuchsdauer vom 18.—22. X. stets bei 6 cm Hg und wird bei 9—12 cm Hg sehr lebhaft. So tritt bei einer Saugung von 40—6 cm, d. h. durchschnittlich 23 cm Hg, stündlich 3,9 ccm Gas aus.

Bei Robinia und Ulmus bedurfte es im allgemeinen eines höheren Unterdrucks. Diese Differenzen haben in individuellen Verschiedenheiten, im Wassergehalt, in den anatomischen Strukturverhältnissen und in den Lagebeziehungen der benutzten Äste zum Stamm ihre Ursache. Für die bei längeren Versuchen in die Erscheinung tretende Abschwächung der Luftausscheidung (siehe Ulmus) sind wohl die schon oben erwähnten Verstopfungen der Gefäße verantwortlich zu machen.

Da die Gefahr der Austrocknung bei den Freilandpflanzen nicht vorliegt, so sind hier die mit dem Wassergehalt der Leitungsbahnen variierenden, periodischen Schwankungen in der Geschwindigkeit des Luftdurchgangs, vor allem ihre allmähliche bedeutende Steigerung, nicht zu beobachten. In dieser Beziehung verhalten sich also die Versuche mit Freilandpflanzen ähnlich denen mit abgeschnittenen Zweigen, deren Transpiration gehemmt wird.

Die in unversehrten dikotylen Holzgewächsen auftretenden negativen Spannungen, die ein Einsaugen von Luft in die trachealen Bahnen zur Folge haben.

Bei den vorangegangenen Untersuchungen wurde die Gasbewegung in Pflanzen durch die Saugwirkung einer Quecksilbersäule oder eines künstlich erzeugten Vacuums verursacht.

Es fragt sich nun, ob auch in unversehrten dikotylen Holzgewächsen die für das Eindringen von Luft in die Leitungsorgane erforderliche Triebkraft gegeben ist?

Als solche kommt vor allem der in den trachealen Elementen auftretende negative Druck in Betracht, der bei lebhafter Transpiration und ungenügender Wasserzufuhr recht ansehnliche Werte erreichen,

ja unter ganz besonderen Umständen nach Schwendener bis auf 57 cm Hg steigen kann.

Auch bei reichlicher Wasserversorgung entstehen in den Gefäßen hoher Bäume Zugspannungen, da — wie wir später sehen werden, und wie es ja auch schon der Th. Hartig'sche Tropfenversuch zur Genüge zeigt — die Kontinuität des Druckes der Wassersäulen in den Tracheïden und Gefäßen durch die eingeschalteten Tüpfelmembranen nicht aufgehoben wird. Die Wassermassen in den trachealen Elementen, die gewissermaßen an den transpirierenden Blattorganen hängen, üben also durch ihr Gewicht auf die Wasserteilchen im oberen Gefäßteil einen Zug aus, dessen Größe nahezu der Höhe der daranhängenden Wasserfäden entsprechen würde, falls nicht der hydrostatische Druck durch andere mitwirkende Faktoren mehr oder weniger aufgehoben oder ausgeglichen wird. Die Untersuchung dieser komplizierten Verhältnisse soll uns weiterhin im theoretischen Teile beschäftigen.

Über den negativen Druck der Gefäßluft.

Ich habe nun noch zu untersuchen, ob die Ergebnisse meiner Experimente über die Widerstandsfähigkeit der Gefäßwandungen gegen das Eindringen von Luft auch mit den über den negativen Druck der Gefäßluft bekannten Tatsachen im Einklang stehen.

F. v. Höhnel[1]) bestimmte die Größe der Luftverdünnung durch die Steighöhe des Quecksilbers, das beim Abschneiden eines frischen Zweiges unter Quecksilber in die geöffneten Gefäße eindringt. Die auf diesem Wege für den negativen Druck erhaltenen Werte, die natürlich ganz außerordentlich variieren, sind nicht quantitativ genau, da ja die Steighöhe des Quecksilbers nicht bloß von der Größe des Unterdruckes, sondern auch von der Gefäßlänge und dem Volumverhältnis von Wasser und Luft abhängig ist. So muß in einer langen Trachee mit zahlreichen kontraktionsfähigen Luft- und Wasserdampfblasen das Quecksilber natürlich trotz gleicher Spannung viel höher steigen als in einem kurzen, oder fast vollständig mit Wasser angefüllten Gefäße.

Einwandsfreier als Höhnels Resultate sind die von Schwendener[2]), der die Volumabnahme der Gasblasen beim Anschneiden der Gefäße bestimmte und als niedrigsten Wert der Spannung bei verschiedenen Versuchen $^4/_{11}$, $^1/_3$ und $^1/_4$ des Atmosphärendruckes feststellt. So kommt er denn zu dem Ergebnis[3]): „daß ein gewisses

[1]) F. v. Höhnel, Über den negativen Druck der Gefäßluft. Dissert. Straßburg 1876.

[2]) Schwendener, Weitere Ausführungen über die durch Saugung bewirkte Wasserbewegung in der Jamin'schen Kette. Ges. bot. Mitteil., Bd. I, S. 298 ff.

[3]) l. c. S. 308.

Maximum der Luftverdünnung nicht überschritten wird"; ferner[1]) „daß selbst im diesjährigen Sproß meist nur eine mäßige Luftverdünnung zustande kommt"; und „daß die Luftverdünnung in den Gefäßen zwei- bis vierjähriger Triebe gewöhnlich schon bei $^1/_3$ der Normalspannung stehen bleibt und voraussichtlich nur selten unter $^1/_4$ bis $^1/_5$ des Atmosphärendrucks herabgeht".

Bestimmungen der Größe des negativen Drucks der Binnenluft in Nadelhölzern sind von Pappenheim und Claussen ausgeführt worden. Nach Pappenheim[2]) hat „die Binnenluft in den Splintholzteilen bei der Tanne in allen Baumhöhen einen annähernd gleichen Grad negativer Spannung, der etwa $^3/_4$—$^4/_5$ Atmosphären beträgt. Nach Claussens[3]) Messungen schwankt die positive Spannung der Binnenluft in Koniferen je nach den Umständen zwischen 0,5—0,9 Atmosphären, d. h. es war ein negativer Druck von 0,1—0,5 Atmosphären = 7,6—38 cm Hg vorhanden.

Die stark abweichenden Resultate der beiden letztgenannten Forscher kommen für meine Versuche nicht direkt in Betracht, da sie ja nur für die engen Tracheïden der Koniferen, nicht aber für weite Gefäße dikotyler Bäume gelten. — Zu den Ergebnissen Schwendeners ist noch folgendes zu bemerken:

1. Als Untersuchungsobjekt diente immer Acer, dessen Gefäße bekanntlich sehr eng sind, was für die Größe der möglichen negativen Spannung nicht bedeutungslos ist.

2. Die Versuche wurden stets mit beblätterten Trieben ausgeführt. Die Resultate gelten also für tracheale Elemente, die ganz im Bereich der Saugwirkung transpirierender Flächen stehen, wo natürlich die Luftverdünnung ihre höchsten Werte erreichen muß.

3. Die angegebenen Zahlen stellen nur äußerst selten auftretende Maximalwerte dar, die höchst wahrscheinlich durch besonders günstige Umstände, wie z. B. ausgezeichnete Isolierung der betreffenden Gefäße von jeglichen, luftführenden Interzellularen zu erklären sind.

Der Durchschnittswert der Luftverdünnung in den Gefäßen ist nach v. Höhnel, Schwendener und auch nach Claussen bedeutend geringer und läßt sich völlig mit meinen Versuchen über die Luftdurchlässigkeit frischer, wasserreicher Zweige vereinbaren. Auch wurden ansehnliche negative Spannungen nur in den allerjüngsten Jahresringen festgestellt, wo die Wasserversorgung der Gefäße am besten ist. Da nun aber eine lebhafte Transpiration ihre Saugwirkung,

---

[1]) l. c. S. 309.

[2]) Pappenheim, Methode zur Bestimmung der Gasspannung im Splinte der Nadelbäume. Bot. Zentr. 1892, 49 u. 50, S. 161.

[3]) P. Claussen, Durchlässigkeit der Tracheïdenwände für atmosphärische Luft. Flora 1901, S. 422.

soweit es die radialen Anschlüsse erlauben, auch auf ältere Gefäße erstrecken muß, so kann man in der Tatsache, daß Quecksilber infolge Luftverdünnung nur in den jüngsten Jahresringen aufsteigt, einen Beweis für stärkere Luftdurchlässigkeit der Leitungsbahnen älterer Jahresringe erblicken, wodurch dort das Zustandekommen größerer Spannungen verhindert wird. Hierfür würde auch der größere Luftgehalt dieser Gefäße sprechen.

Erklärung der widerspruchsvollen Ansichten über die Permeabilität trockener vegetabilischer Membranen für Luft an der Hand der Nägeli'schen Micellarhypothese.

Neben dem negativen Druck der Gefäßluft gehört zweifellos die Permeabilität der verschiedenen vegetabilischen Gewebe zu den wichtigsten Faktoren der Gasbewegung und ist daher vielfach Gegenstand eingehender Untersuchungen geworden; und dennoch stehen sich gerade hier die Ansichten der Forscher schroff gegenüber. So konstatierte Lietzmann[1]) für Cuticula, Parenchym- und Holzzellmembranen eine größere Luftdurchlässigkeit im imbibierten Zustande. Molisch und Wiesner[2]) geben ebenfalls an, daß „jede Zellhaut ein bestimmtes Gas desto rascher diffundieren läßt, je reichlicher sie mit Wasser imbibiert ist". P. Claussen[3]) kommt bei der Untersuchung der Luftdurchlässigkeit der Tracheïdenwände zu demselben Ergebnis. Im schärfsten Gegensatz hierzu vertreten Böhm, Scheit, Wiesner in einer früheren Arbeit, Drude, Strasburger und Steinbrinck die Ansicht, daß trockene Membranen permeabler für atmosphärische Gase sind[4]). Meine Versuchsergebnisse stimmen in diesem Punkte vollkommen mit denen Strasburgers überein. Für eine stärkere Luftdurchlässigkeit trockener Membranen spricht auch die Tatsache, daß im Kernholz die Lumina aller trachealen Elemente mit Luft erfüllt sind. „Der etwaige Einwand, daß beim Trocknen die Schließhäute der behöften Tüpfel zerrissen werden, wird durch die Tatsache hinfällig, daß dieselben bei den Tracheïden selbst sehr alten Holzes noch vorhanden sind"[5]).

Wie sind nun diese unvereinbaren Gegensätze in den Angaben, die von den verschiedensten Forschern auf Grund recht eingehender, mühevoller, experimenteller Untersuchungen gemacht worden sind, zu erklären?

---

[1]) Lietzmann, Über die Permeabilität vegetabilischer Zellmembranen in Bezug auf atmosphärische Luft. Flora 1887, S. 339 u. 355.

[2]) Molisch und Wiesner, Über den Durchgang der Gase durch die Pflanzen. Ber. d. Wien. Akad. 1887; Bot. Zentr. 1889, Bd. 39, S. 214.

[3]) P. Claussen, l. c. Flora 1901, S. 422.

[4]) Siehe Literaturangaben auf S. 21 u. 22 dieser Arbeit.

[5]) Böhm, Ursache des Saftsteigens. Ber. d. deutsch. bot. Ges. Bd. 7 1889, S. (47).

Da die von einigen Autoren gegen die Resultate ihrer Gegner erhobenen Einwände nicht genug beweiskräftig und überzeugend sind, so wurde ich bei eingehendem Studium der umfangreichen Literatur zu der Ansicht gedrängt, daß die Widersprüche in den experimentellen Befunden nur durch Verschiedenartigkeit der benutzten Objekte erklärt werden können, die sich infolge der physikalischen und chemischen Eigenschaften ihrer Membranen beim Austrocknen wahrscheinlich ungleich verhalten. Die Möglichkeit einer Lösung der Frage in der angedeuteten Weise will ich an der Hand der Nägeli'schen[1]) Micellarhypothese darlegen, die ja am besten und klarsten die molekularen Vorgänge bei Quellung, Austrocknung, Imbibition, Kapillarität, Oberflächenspannung, Wachstum usw. zu veranschaulichen vermag. Nach Nägeli setzen sich die Zellulosemembranen aus polyedrischen Molekularkomplexen, sogenannten Micellen, zusammen, zwischen denen sich ein System äußerst feiner Kapillaren befindet; aber auch weitere, wenn auch noch ultramikroskopische Kanälchen sind in der Micellarstruktur eingebettet. Im imbibierten Zustande sind die Micellen von einer Flüssigkeitsatmosphäre, dem „Adhäsionswasser", umgeben, während die Micellarinterstitien von „kapillarem Imbibitionswasser" erfüllt sind. Bei dem allmählich fortschreitenden Prozeß der Austrocknung verdunstet das kapillar festgehaltene und das Adhäsionswasser.

Wie versuchen nun die Forscher, die für eine geringere Luftdurchlässigkeit trockener Membranen eintreten, ihre Ansicht mit der Micellarstruktur in Übereinstimmung zu bringen? Lietzmann[2]) gibt zu, daß man es bei ausgetrockneten Zellhäuten mit einer einfachen Diffusion durch die wasserfreien Interstitien, „bei den imbibierten Membranen dagegen mit einem diosmotischen Prozeß zu tun habe, der sich nicht bloß durch die Interstitien und Kanälchen, sondern auch durch das beträchtlicher ins Gewicht fallende Adhäsionswasser vollzieht". In Anbetracht der Tatsache, daß Diosmose im Vergleich zu der durch starke Saugung angeregten Filtration im gasförmigen Zustande nur äußerst langsam erfolgt, halte ich die Erklärung Lietzmanns nicht für besonders glücklich.

Von größerer Überzeugungskraft ist die Interpretation, die Kamerling[3]) gibt. Nach ihm „werden die Micellen beim Verdunsten des sich dazwischen befindenden Wassers so fest an einander gesaugt,

---

[1]) Nägeli, Die Stärkekörner. 1858, S. 322. — Über den inneren Bau der vegetabilischen Zellmembran. 1864. Bot. Mitteil. Bd. I, S. 1 u. 46. — Theorie der Gärung. 1879, S. 121. — Nägeli u. Schwendener, Das Mikroskop. 1877, II. Aufl., S. 532.

[2]) Lietzmann, l. c. S. 383.

[3]) Kamerling, Zur Biologie und Physiologie der Zellmembran. Bot. Zentr. XVIII, 1897, S. 53.

daß selbst bei einem Druckunterschied von 1 Atm. keine Luft von außen in das Innere der Zelle eindringt".

Diese Vorstellung findet vermutlich ihre Verwirklichung, wenn die Micellen sehr dicht gelagert sind, so daß die Interstitien noch in ihrer ganzen diametralen Ausdehnung durch die von der Wandsubstanz ausgehenden molekularen Anziehungskräfte beherrscht werden. Wenn aber die äußerst feinen Kapillaren, die die Micellarstruktur durchziehen, oder wenigstens die zwischen größeren Micellverbänden befindlichen weiteren Kanälchen einen mehr als doppelt so großen Durchmesser haben als der äußerst minimale Wirkungsradius der Attraktionskraft der Micellen beträgt, dann ist bei Wasserverlust ein Zusammenfallen des Gerüstwerks unmöglich. An die Stelle der verdunstenden Wassermoleküle, die nicht mehr im Bereich der Anziehungssphäre der Micellen stehen, treten Luftteilchen, die einen lückenlosen Anschluß der Substanzteilchen verhindern. In diesem Zustande gestatten die Interstitien und Kanälchen, die nun durch Verdrängung der sie verstopfenden Wassermoleküle für Luft wegsamer geworden sind, eine rasche Gasfiltration bei starkem, einseitigem Überdruck. Unter solchen Umständen werden nun die experimentellen Befunde von Böhm, Drude, Strasburger, Steinbrinck sowie meine eigenen verständlich.

So werden die sonst unvereinbaren Gegensätze in den Ansichten über die relative Stärke der Luftdurchlässigkeit trockener und imbibierter Membranen auf physische und chemische Differenzen in dem Versuchsmaterial zurückgeführt. Diese können beruhen 1. auf einer ungleich dichten Lagerung der Micellen; 2. auf verschiedener Größe der von den Substanzteilchen ausgehenden molekularen Attraktionskräfte, deren Stärke natürlich von der chemischen Beschaffenheit der betreffenden Substanz abhängt und durch Imprägnation mit gewissen Stoffen sehr variiert werden kann. Die Annahme einer solchen physikalisch-chemischen Differenzierung ist nicht nur natürlich und völlig einwandsfrei, sondern sogar eine notwendige Forderung im Hinblick auf das ungleiche Verhalten kolloïdaler Häute bei bestimmten Vorgängen, z. B. beim Eindringen von Wasser, womit alle Übergänge von ansehnlicher bis zu unmerklicher Volumänderung verbunden sind. Membranen, die stark quellungsfähig sind und beim Eintrocknen zusammenschrumpfen, werden sich verhalten, wie es Kamerling angibt, während dagegen Holzzellwände, die beim Eindringen von Wasser keine oder nur eine äußerst geringe Volumänderung zeigen, auch bei Wasserverlust keine wesentlichen Veränderungen in der Struktur erfahren und sich somit verhalten werden, wie ich es zur Erklärung der Versuchsergebnisse, die für eine größere Permeabilität trockner Membranen für Luft sprechen, angegeben habe.

Ferner ist es nicht ausgeschlossen, daß auch die Dicke der zu passierenden kolloïdalen Häute von Einfluß ist. Zum Ersatz des an dicken Schichten oberflächlich verdunstenden Wassers rückt aus dem Innern der Interstitien infolge der durch Kapillarität und Verdunstung bewirkten Saugwirkung neue Flüssigkeit nach, die aber nicht schnell genug durch Luft ersetzt werden kann, da ja die Ausmündungen der Poren durch Wassermoleküle noch verstopft sind. So werden die Micellen im Innern, wo infolge Wasserverlust ein Vacuum entsteht, fest aneinander gesogen und durch Adhäsion miteinander verkittet.

Von nicht zu unterschätzender Bedeutung kann auch bei Strasburgers und meinen Versuchen die während des Austrocknungsprozesses stattfindende kontinuierliche starke Saugung sein, die an die Stelle des verschwindenden kapillaren Imbibitionswassers sofort Luftmoleküle in die Micellarinterstitien einsaugt, die deren Zusammenschluß verhindern.

Welche Berechtigung die von mir dargelegte Erklärungshypothese, die bezüglich der Luftdurchlässigkeit imbibierter und trockener vegetabilischer Membranen in eine verworrene Fülle von sich widersprechenden Annahmen und Tatsachen Licht bringen würde, besitzt, müssen spätere Untersuchungen zeigen.

Theoretische Betrachtungen über die Mechanik des Zusammenwirkens von Gas- und Wasserbewegung in den trachealen Bahnen dikotyler Holzgewächse.

Kausalerklärung für das Zustandekommen der Funktion der Wasserreservoire, sowie der sukzessiven Ausschaltung einzelner Bahnen aus der Wasserleitung dikotyler Pflanzen.

Zum Schluß meiner Untersuchungen über die Gasbewegung sei es mir noch gestattet, die experimentell gewonnenen Ergebnisse zu einer theoretischen Betrachtung der Mechanik des Zusammenwirkens von Gas- und Wasserbewegung zu verwerten. In der umfangreichen Literatur über das Saftsteigeproblem findet man immer wieder die Ansicht vertreten, daß in Hölzern mit ausgeprägter Differenzierung in den Leitungsbahnen ein Teil der Gefäße als Wasserbehälter funktioniert, und daß die trachealen Elemente nicht gleichzeitig entleert, sondern nacheinander von der Wasserleitung ausgeschaltet werden, wenn der Wasserverlust infolge Transpiration die Wasserzufuhr überwiegt. Diese Vorstellung von dem Verhalten der Leitungsbahnen ist nicht durch direkte Beobachtung gewonnen, sondern durch Deduktion aus andern Erscheinungen erschlossen worden. Dennoch

wird sie, ohne daß man sie kausal zu begründen versucht, immer wieder von den verschiedensten Forschern zur Erklärung höchst wichtiger physiologischer Prozesse herangezogen. Solange aber die Ursache, die die zeitweilige Ausschaltung trachealer Bahnen sowie die Funktion gewisser Gefäße als Wasserreservoire bedingt, nicht bekannt ist, kann man diesen Interpretationen nur den Charakter von Erklärungshypothesen zusprechen. Da auch ich dieselben zur Deutung meiner experimentellen Befunde heranziehen mußte, so hatte ich denn zu untersuchen, ob man überhaupt dem Leitungssystem dikotyler Holzgewächse diese Funktionen zuerteilen darf, und welche Faktoren sie ermöglichen. Aufschluß über diese Frage geben meine Untersuchungen über Auftreten und Verhalten der Luftblasen in den trachealen Elementen. Um die für eine vergleichende Betrachtung notwendige gleiche Grundlage zu gewinnen, will ich bei der Erklärung von zwei oder mehreren Gefäßen ausgehen, die hinsichtlich ihrer anatomischen Struktur, ihrer Lage zu lufterfüllten Hohlräumen, z. B. den Interzellularen eines Markstrahls, und bezüglich ihres Anschlusses an die transpirierenden Blattflächen vollkommen gleichwertig sind; nur in der Weite mögen sie Unterschiede aufweisen. Diese Annahmen widersprechen den anatomischen Verhältnissen im Holz in keiner Weise. Wenn nun bei lebhaft gesteigerter Transpiration nicht mehr genügend Wasser von unten her zugeführt wird, so tritt in den Gefäßen ein negativer Druck auf, der mit steigender Differenz von Wasserabgabe und Wasserzufuhr dauernd wächst. So kommt es schließlich zur Abscheidung der gelösten Luft, wodurch die Kohäsion der negativ gespannten Wasserfäden überwunden wird. Dieser Prozeß muß in den weiteren Gefäßen schneller von statten gehen als in den engen, und zwar aus folgenden Gründen: 1. In den engen Tracheen ist für eine bessere Wasserzufuhr gesorgt, da ja die Steighöhe des Wassers in Kapillarröhren mit benetzten Wandungen umgekehrt proportional dem Radius ist. 2. Die engen Gefäße halten infolge ihrer gesteigerten kapillaren Eigenschaften das Wasser fester, ja sie werden den weiten Gefäßen, mit denen sie eventuell durch Tüpfel verbunden sind, sogar noch Wasser entziehen.

So tritt denn in den weiten Leitungsbahnen zuerst größerer Wassermangel und folglich auch größerer negativer Druck auf. Wie ich nun im experimentellen Teil gezeigt habe, ist die Widerstandsfähigkeit der Gefäßwandung gegen Eindringen von Luft abhängig vom Wassergehalt der Bahnen; mithin muß Luft zuerst in die wasserärmeren, mit größerer Spannung versehenen, weiteren Gefäße eintreten, zumal ja auch unter den oben vorausgesetzten gleichen Bedingungen dem Gaseintritt eine viel größere Fläche dargeboten wird. Die eingedrungene Luft dehnt sich sofort entsprechend dem im Gefäß

herrschenden Spannungszustande aus, vermindert so die Leitungsfähigkeit des betreffenden Organs, um sie schließlich ganz aufzuheben. Wenn nun in der Nacht die Transpirationsgröße abnimmt, während die Wasseraufnahme durch die Wurzeln die gleiche bleibt, so läßt der Spannungszustand in den Gefäßen nach, womit eine Kontraktion der eingedrungenen Luftblasen verbunden ist. Mit der dadurch erhöhten Leitungsfähigkeit geht eine Entfernung der Luft aus den trachealen Elementen Hand in Hand. Bei dem allmählich zunehmenden Druck wird das Gas vom Wasser absorbiert und gelangt teils mit dem Transpirationsstrom nach außen, teils diffundiert es in gelöster Form durch die Tracheenwände. Der letztere Prozeß wird noch erhöht durch die osmotische Saugung der angrenzenden lebenden Zellen, die Wasser aus den Gefäßen durch die permeablen Schließhäute der Tüpfel ansaugen, um es wieder an osmotisch noch wirksamere Nachbarzellen abzugeben.

Die Gasblasen werden natürlich in den luftreicheren Bahnen, in die der aufsteigende Wasserstrom nur sehr schwer Zutritt hat, viel langsamer verschwinden. Hier werden also mehr oder weniger zahlreiche Luftblasen zurückbleiben, die ihrerseits bei eintretendem Wassermangel eine leichtere Ausschaltung der betreffenden Bahnen aus der Wasserleitung bedingen; denn bei lebhaft einsetzender Transpiration dehnen sie sich wieder aus und hemmen die Wasserzufuhr, was eine Steigerung der Spannung und somit ein Einsaugen von Luft zur Folge hat. Dadurch verliert das betreffende Gefäß seine Leitungsfähigkeit; das in ihm noch enthaltene Wasser wird durch die Expansivkraft der Luft in die mittels Tüpfelkanäle kommunizierenden, engeren Tracheen und Tracheïden gepreßt. Auf diese Weise kommt die Funktion der Wasserbehälter zustande.

Daß diese gerade den weiten Gefäßen zukommen muß, geht schon aus dem Gesagten hervor; doch möchte ich dazu noch auf einen wichtigen Punkt aufmerksam machen. Wenn wirklich bei außerordentlich gesteigerter Verdunstung auch in den engen Gefäßen und Tracheïden Luftblasen auftreten, so wird doch durch sie die Leitfähigkeit nicht in so ungünstiger Weise beeinflußt; denn in den engen trachealen Organen werden sich bei gleicher Saugung die Luftblasen nicht so stark ausdehnen wie in den weiten Gefäßen, weil sich ja die Oberflächenspannung der Glasblasen, die in engen Elementen bedeutend größer ist, als hemmender Faktor geltend macht. Auch werden hier die einmal entstandenen Luft- und Dampfblasen eher verschwinden, da die von konkaven Menisken ausgehende Saugwirkung in englumigen Bahnen größer ist und folglich rascher Wasser heranschafft. Dadurch sinkt die Spannung, die Luft kontrahiert sich und wird bei dem sich steigernden Druck teilweise vom Wasser absorbiert.

So tritt uns denn in den Hölzern mit weitgehender Differenzierung in den Leitungsbahnen eine deutliche Arbeitsteilung entgegen, die sich darin offenbart, daß vor allem die engeren trachealen Elemente als Leitungsorgane funktionieren, während die weiten Gefäße, besonders in älteren Jahresringen, hauptsächlich als Reservoire dienen.

Der zentripetal nach dem Stamminnern zunehmende Luftreichtum läßt sich dadurch erklären, daß die älteren Gefäße keinen direkten Anschluß an die transpirierenden Blattflächen haben. So wird in ihnen keine lebhafte Wasserströmung die unter ungünstigsten Verhältnissen eingedrungene Luft entfernen, welche ihrerseis wieder die Widerstandskraft der betreffenden Wandungen gegen Gaseintritt herabsetzt.

Diese theoretischen Betrachtungen erklären auch zur Genüge, wie es möglich ist, daß bei meinen Experimenten trotz lebhaften Gasaustritts aus den Gefäßen noch Wasser aufgesogen wird, und zwar oft in bedeutenden Mengen. Diese Erscheinung, die durch den Widerstreit zweier Kräfte, der transpiratorischen und der von der Quecksilbersäule ausgehenden Saugung bedingt ist, birgt einen scheinbar unlöslichen Widerspruch in sich. Da in der Natur alle Energie nur von einem höheren Potential zu einem tieferen fließen kann, so deutet die Richtung des Gasstromes an, daß die künstliche Saugung größer ist als die durch Verdunstung erzeugte. Dann aber bleibt der entgegengesetzt gerichtete Wasseraufstieg unerklärt, zumal sich Gas- und Wasserströmung in Organen vollziehen, die derselben Funktion dienen, ja sogar in dieselbe Kategorie fallen.

Denn die naheliegende Vermutung, daß bei meinen Saugversuchen die Gasbewegung in den Tracheen, die Wasserbewegung dagegen allein in den Tracheïden stattfindet, wurde durch Versuche mit Zweigen widerlegt, die nur Gefäße besitzen, z. B. Salix, Populus und Aesculus. Bei Salix war der Gasaustritt infolge der Weite der Gefäße von vornherein sehr lebhaft; die gleichzeitig stattfindende Wasseraufnahme dementsprechend gering, aber doch deutlich wahrnehmbar. Bei Populus und Aesculus wurden trotz lebhaften Gasaustritts tagelang große Mengen Wasser aufgesogen.

In Ermangelung einer rein mechanischen Erklärungsweise neigte ich schon zu der Vermutung, in dem Ergebnis meiner Experimente einen Beweis für die Beteiligung der angrenzenden, lebenden Zellen bei der Hebung des Wassers zu erblicken, eine Ansicht, die von Janse[1]), Westermaier[2]), Godlewski[3]) und Schwendener[4]) auf-

[1]) Janse, Jahrb. f. wiss. Bot., 1887, Bd. 18, S. 68.

[2]) Westermaier, Ber. d. Bot. Ges. 1883, Bd. 15, S. 371.

[3]) Godlewski, Jahrb. f. wiss. Bot., 1884, Bd. 15, S. 602.

[4]) Schwendener, Gesammelte Mitteil. I., 1898, S. 296.

gestellt und verteidigt worden ist. Doch Versuche mit Zweigen, die durch langes Brühen in einem Autoclaven vollkommen abgetötet wurden, belehrten mich eines Besseren. Schließlich fand ich in den oben geschilderten Vorgängen, die in letzter Instanz auf der, je nach dem Wassergehalt der Gefäße, verschiedenen Widerstandskraft trachealer Wandungen gegen Lufteintritt beruhen, den Schlüssel zur Erklärung des Widerspruchs auf rein physikalischem Wege. Der Zusammenhang ist folgender:

Zu Beginn der künstlichen Saugung oder bei sehr wasserreichen Zweigen, meist erst nach einiger Zeit, tritt Luft, anfangs in vereinzelten Bläschen, dann in kontinuierlichen Strömen aus den älteren Jahresringen aus, und zwar gerade aus diesen, weil hier in den Gefäßen die meisten Gasblasen sind, die sich bei beginnender Saugung ausdehnen und so die Leitfähigkeit vermindern. Das noch vorhandene Wasser wird, so weit es möglich ist, teils aufgesogen, teils durch die sich ausdehnende Luft in benachbarte engere, wasserreichere Tracheen oder Tracheïden gepreßt. Durch die fortschreitende Entleerung werden die älteren und weiteren Gefäße immer wegsamer für Luft, weil die kapillaren Wasserverschlüsse in den Hofräumen der Tüpfel und Verengungen der Gefäße allmählich verschwinden. Da nun die Aufnahmefähigkeit des Querschnitts für Wasser beständig abnimmt, während die Intensität der Transpiration sich anfangs nur wenig ändert, so müssen bei konstanter Saugung immer mehr Gefäße ausgeschaltet werden, bis schließlich nur noch die mit den transpirierenden Blättern in direkter Verbindung stehenden, jüngsten Gefäße funktionieren. In diesen kommt ja die transpiratorische Saugung unmittelbar zur Wirkung. Solange sie größer ist als die künstliche Saugung, muß sie immer neue Wassermengen aufwärts bewegen. In den älteren Gefäßen dagegen kann die gleiche künstliche Saugung an Intensität die transpiratorische übertreffen, da sie in den am Querschnitt geöffneten Bahnen mit ungeschwächter Kraft zur Geltung kommt, während die von den verdunstenden Blattflächen ausgehende Saugwirkung infolge der geringen Zahl radialer Anschlüsse mehr oder minder an Stärke verliert, wenn sie sich bis in die älteren Jahresringe fortpflanzen soll. So löst sich der Widerspruch auf, der in der entgegengesetzten Richtung von Gas- und Wasserstrom zutage tritt.

Die aus der Gasbewegung resultierenden fundamentalen Bedingungen für jede Theorie der Wasserbewegung in dikotylen Bäumen.

Ich möchte nun noch auf einige, aus meinen Experimenten sich mit Notwendigkeit ergebenden Folgerungen eingehen, die zu den grundlegenden Bedingungen einer jeden Theorie der Wasserbewegung

in dikotylen Bäumen gehören. Bei allen Versuchen zeigte es sich, daß bei einer bestimmten Höhe der durch künstliche oder transpiratorische Saugung gehobenen Quecksilbersäule Luft in die Leitungsbahnen eingesogen wird. Diese Erscheinung würde sich natürlich nicht ändern, wenn die Quecksilbersäule durch eine 13,5 mal so hohe Wassersäule ersetzt wird. Es entsteht nun die physiologisch sehr interessante Frage, ob nicht auch eine ähnliche Saugwirkung in den trachealen Bahnen von den kontinuierlichen Wasserfäden ausgeübt wird, die ja nach der Ansicht vieler Forscher, wie Böhm, Dixon, Joly, Askenasy den ganzen Stamm hoher Bäume durchziehen und die von den verdunstenden Blättern erzeugte Saugung nach unten bis in die wasseraufnehmenden Gewebe der Wurzel fortleiten sollen. So schreibt Böhm[1]): „Solche, an den verdunstenden Blattzellen hängende Wasserfäden, deren untere Enden mit dem Bodenwasser in Berührung stehen, finden sich zweifellos in den Pflanzen.“ Und Askenasy[2]): „Die osmotische Kraft der Mesophyllzellen übt nun einen Zug aus, der sich vermöge der Kohäsion des Wassers bis zur Wurzel fortsetzt.“ Da die Kohäsion des Wassers außerordentlich groß ist, so sind zwar theoretisch in den trachealen Bahnen sehr lange Wasserfäden möglich, gegen deren Länge nach Böhms Worten: „der höchste Baum der Erde ein fast verschwindend kurzer Zwerg ist.“ Aber diese Forscher berücksichtigen nicht die zuerst von v. Höhnel und Strasburger nachgewiesene, von mir eingehender untersuchte Tatsache, daß selbst bei maximaler Saftfülle die trachealen Wandungen bei hohem Überdruck für Luft durchlässig werden. Auf Grund meiner experimentellen Befunde bin ich zu der Überzeugung gekommen, daß Böhms Ansicht von der Kontinuinität des Wassers in den Gefäßen falsch ist; denn die Zugspannungen, die durch das Gewicht der „an den verdunstenden Blattzellen hängenden Wasserfäden“ erzeugt werden, würden sofort am Gipfel der Bäume ein Einsaugen von Luft in die Leitungsbahnen zur Folge haben; es sei denn, daß die Wassermassen durch andere Kräfte der Schwere enthoben würden.

Die Kapillarität, an die man vielleicht zuerst denken könnte, kann als Tragkraft hier nicht in Betracht gezogen werden, da sie ja auf der Saugwirkung konkaver Menisken beruht, die natürlich in völlig luftfreien, kontinuierlichen Wasserfäden nicht auftreten können. Diese Tatsache scheinen manche Forscher vollkommen zu übersehen. So spricht z. B. Scheit[3]) „von kontinuierlichen, vollständig durch

---

[1]) Böhm, Kapillarität und Saftsteigen. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. XI, 1893, S. 211.

[2]) Askenasy, Beiträge zur Erklärung des Saftsteigens. Verhandl. des naturhist.-med. Vereins zu Heidelberg, N. F. 5, 1897, S. 429.

[3]) Scheit, Botan. Zeitung 1884, S. 185.

Kapillarwirkung der Schwere enthobenen Wassersäulen", nachdem er kurz vorher bewiesen zu haben glaubt, daß in den trachealen Elementen nie Luftblasen vorkommen können. Mithin kann auch bei ihm keine kapillare Saugwirkung, die doch an die Existenz von Menisken gebunden ist, vorhanden sein. Ähnliche Trugschlüsse findet man auch in anderen Arbeiten über das Saftsteigeproblem.

Zu den Kräften, die wirklich unter gewissen Umständen eine Suspension des Wassers in den vegetabilischen Gefäßen bewirken können, ist in erster Linie die Adhäsion der Flüssigkeit an der imbibierten Gefäßwandung zu rechnen. Sie ist imstande, die feinen Wasserfäden in den sehr engen trachealen Elementen vollkommen zu tragen. Die Länge der Fäden braucht dabei nicht berücksichtigt zu werden, da sie ja ihrer ganzen Ausdehnung nach an der Wandung adhärieren. Andere Verhältnisse liegen aber bei den weiteren Gefäßen vor. Hier genügt die Adhäsion nicht, um die größeren Wassermassen vollkommen der Schwere zu entheben. Ihr Gewicht übt einen Zug aus, der schließlich so groß werden kann, daß die Adhäsion überwunden und das Wasser von der Wand losgerissen wird. Um zu untersuchen, wie weit die Adhäsion bei der Suspension kontinuierlicher Wassersäulen beteiligt ist, stellte ich Versuche an mit saftreichen, beiderseitig abgeschnittenen Zweigstücken, die nach verschiedenen Methoden künstlich mit Wasser völlig injiziert wurden. Werden diese Zweigstücke aus dem Wasser genommen und in Vertikalstellung gebracht, so fließt aus zahlreichen, beiderseits geöffneten Gefäßen Wasser aus. Dabei ist noch zu berücksichtigen, daß für die Suspension der in den trachealen Bahnen zurückbleibenden Wassermengen nicht bloß die Adhäsion, sondern in noch viel höherem Grade die Saugwirkung der Menisken in Betracht kommt, mit denen die Wasserfäden in den geöffneten Gefäßen abschließen. Ferner müssen Luftblasen, die nicht immer ganz aus den trachealen Elementen zu entfernen waren, das Sinken der Wassersäulen hemmen.

In der Literatur fand ich eine Reihe von Angaben, die ebenfalls dahin gedeutet werden können, daß die Adhäsion nicht zur Suspension des Wassers genügt. So gibt Schwendener[1]) bei seinen Untersuchungen über die Größe der Filtrationswiderstände an, daß „ein saftreicher Sproß von 1 m Länge schon bei einer Neigung von etwa 7 Grad gegen die Horizontale an der tiefer stehenden Querschnittsfläche deutlich zu schwitzen beginnt". Hierher gehört auch das Sinken der Wassersäulen, wie es uns bei Strasburgers[2]) Versuchen

---

[1]) Schwendener, Über das Saftsteigen. Ges. Bot. Mitteil., Bd. I, 1898, S. 238.

[2]) Strasburger, l. c. S. 808 u. 809.

über die Größe der kapillaren Tragkraft und bei dem vielumstrittenen Th. Hartigschen Tropfenversuch entgegentritt. Durch Aufsetzen eines Wassertropfens wird die Wirkung der Menisken an der oberen Schnittfläche aufgehoben, was sofort ein Sinken sämtlicher Wassersäulen zur Folge hat, bis sich neue Menisken in den geöffneten Gefäßen gebildet haben. Auch der von älteren Forschern erwähnte Saftausfluß aus herausgeschnittenen Stammstücken tropischer Lianen gehört hierher.

All diese auf Experimenten basierten Angaben beweisen 1. daß die Weite der meisten vegetabilischen Gefäße die Dicke der Wassersäule überschreitet, die durch Adhäsion an die imbibierten Wandungen getragen werden kann; 2. daß alle Hindernisse in den betreffenden Gefäßen, wie Reibungswiderstände, vorspringende Verdickungsleisten und trennende Membranen nicht hinreichen, um kontinuierliche Wassersäulen der Schwere zu entheben. Mithin treten in den Gefäßzügen hoher Bäume Zugspannungen auf, die eine Ausscheidung und Einsaugung von Luftblasen bedingen. Diese sind also ein notweniger Bestandteil des Inhalts weiterer Gefäße. So hat denn jede Saftsteigetheorie mit den Schwierigkeiten zu rechnen, die die Gasblasen der Erklärung der Wasserbewegung in den Weg stellen. Wie sie in gewisser Weise zu überwinden sind, werde ich später bei der Beschreibung meiner Injektionsversuche erörtern.

Die Luftblasen in den Leitungsorganen sind, wie schon Strasburger gezeigt hat, insofern von hoher Bedeutung, als sie die Suspension der einzelnen Wasserglieder ermöglichen, und zwar 1. wegen ihrer äußerst geringen Beweglichkeit in den mit benetzten Wandungen, zahlreichen Verdickungsleisten und Verengungen versehenen trachealen Elementen, die noch dazu durch viele für Luft wenig permeable Membranen voneinander getrennt sind; 2. infolge von Kapillarattraktion, die mit dem Auftreten von Luftblasen in Aktion tritt. An die Stelle der unterbrochenen Kohäsion tritt als haltende Kraft in den Jaminschen Ketten die Oberflächenspannung der Wasserflächen, welche die Gasblasen begrenzen. Bei geeigneter Verteilung von Luft und Wasser werden so die Wasserglieder suspendiert erhalten, falls nicht etwa der Durchmesser der Bläschen zu groß und somit die Menisken zu flach werden, was natürlich ein Abreißen und Sinken der daranhängenden Wassersäulchen nach sich ziehen würde. Vielleicht wirken, um dies zu verhindern, die in das Gefäßinnere vorspringenden Verdickungsleisten mit, indem sie die Luftblasen zwischen sich aufgespannt halten und so ermöglichen, daß auch in weiteren Gefäßen die Menisken stark gekrümmt sind. Bei dem minimalen Durchmesser der Gefäße in den meisten dikotylen Holzgewächsen müssen ja schon äußerst geringe Differenzen zur Geltung kommen.

Kritische Betrachtungen über die Bedeutung der von Dixon, Joly und Askenasy aufgestellten Kohäsionstheorie für die Erklärung des Saftsteigens.

Aus den auf experimenteller Grundlage aufgebauten theoretischen Betrachtungen über die Widerstandsfähigkeit der trachealen Wandungen gegen Eindringen von Luft ersieht man, daß jede Theorie, die zur Erklärung des Saftsteigens einfache, kontinuierlich den ganzen Stamm von der Krone bis zur Wurzel durchlaufende Wasserfäden heranzieht, hinfällig ist, da sie den Verhältnissen in den vegetabilischen Leitungsbahnen nicht genügen Rechnung trägt. Hiermit werden auch die in neuerer Zeit von Dixon und Joly aufgestellte Kohäsionstheorie, sowie die darauf aufbauende Theorie von Askenasy[1]) in die ihnen gebührenden Schranken gewiesen. Askenasy[2]) erblickt nämlich das Verdienst der beiden englischen Forscher darin, daß sie „die physikalische Möglichkeit, daß das Wasser in den Leitungsbahnen der Pflanzen unter starker Zugspannung stehen und dadurch den von den verdunstenden Blättern herrührenden Zug nach unten fortleiten kann, nachgewiesen haben." Als Antwort hierauf weise ich nur darauf hin, daß zwar die außerordentlich hohe Kohäsion des Wassers, nicht aber die Leitungsbahnen der Pflanzen so starke Zugspannungen vertragen, wie Dixon, Joly und Askenasy sie annehmen. Schon bei einem Unterdruck von weniger als 1 Atmospäre würden Luftblasen eindringen und die Kontuinität des Systems unterbrechen. Pfeffer[3]) erhebt gegen die Theorie der erwähnten Forscher den Einwand, „daß der negative Zug einer kontinuierlichen Wassersäule unvermeidlich auf Einsaugen von Wasser, also auf eine abwärts zielende Wasserbewegung hinarbeiten müßte. Auch sind mit den Luftblasen die Bedingungen für ein leichteres Zerreißen des Wassers gegeben und die beachtenswerten Experimente von Dixon und Joly haben nicht den Beweis erbracht, daß tatsächlich die Wasserfäden in den trachealen Elementen der Zerreißung besonders hohe Widerstände entgegensetzen." Ich habe durch meine Untersuchung gezeigt, daß, wenigstens in den weiteren trachealen Elementen, eine solche Zerreißung stattfinden muß. Im Anschluß an die von Pfeffer erhobenen Einwände mache ich noch darauf aufmerksam, daß unter den von Dixon, Joly und Askenasy vorausgesetzten

---

[1]) Askenasy, Über das Saftsteigen, und Beiträge zur Erklärung des Saftsteigens. Verh. d. naturhist.-med. Vereins zu Heidelberg, N. F. 5, 1897, S. 329 u. 429.

[2]) l. c. S. 345.

[3]) Pfeffer, Pflanzenphysiologie, Bd. I, 1897, S. 207.

Bedingungen die wasserbewegende Saugkraft besonders groß sein muß, da sie ja noch den bei hohen Bäumen sehr beträchtlichen hydrostatischen Gegendruck der an den transpirierenden Mesophyllzellen hängenden, kontinuierlichen Wassersäulen zu überwinden hat. Doch sind all diese Bedenken mehr oder weniger geringfügig gegenüber dem von mir oben dargelegten Einwand, welcher auf der bei hoher Spannung in die Erscheinung tretenden Luftpermeabilität trachealer Wandungen beruht, und der die Verwertung der Kohäsionstheorie für die Erklärung der Wasserbewegung in dikotylen Bäumen illusorisch macht. Für die Richtigkeit meiner Ansicht spricht, abgesehen von meinen eigenen experimentellen Untersuchungen, 1. die aus mikroskopischen Studien sich ergebende Tatsache, daß die Leitungsbahnen stark transpirierender Pflanzen nie frei von Luftblasen waren — also war in ihnen die Kontuinität der Wasserfäden unterbrochen —; 2. die von verschiedenen Forschern angestellten Manometerversuche, die keinen Beweis für eine von der Krone nach der Basis zu gerichtete allmähliche Abnahme der Zugspannungen erbringen, wie sie doch nach der Kohäsionstheorie zu erwarten ist. Die Ergebnisse der Manometerversuche sprachen im Gegenteil dafür, daß die Wasserfäden in den trachealen Bahnen mehr oder weniger durch eingeschaltete Luftblasen der Schwere enthoben sind.

Durch die vorangegangenen experimentellen Untersuchungen und theoretischen Betrachtungen über die Wechselwirkung von Gas- und Wasserbewegung glaube ich auch die für die Einengung des Saftsteigeproblems so wichtige Frage entschieden zu haben, die Pfeffer[1]) in die Worte zusammenfaßt: „Ob aber eine solche Füllung bis in den Gipfel hoher Bäume erreichbar ist, oder ob in den trachealen Bahnen ununterbrochene Wasserfäden von solcher Höhe nicht bestehen können, ob also in diesem Falle die Konstituierung der Luftwasserkette eine Notwendigkeit ist, bildet eine wichtige, aber noch nicht endgültig entschiedene Frage.“ Wie wir gesehen haben, kann eine Füllung bis in die Gipfel hoher Bäume höchstens zur Zeit starken Wurzeldrucks im Vorfrühling eintreten, wo der hydrostatische Druck der Wassersäulen durch den starken Blutungsdruck ausgeglichen wird. In der Vegetationszeit müssen Luftwasserketten auftreten; und man kann dann von kontinuierlichen Wasserfäden nur insofern sprechen, als die Wassersäulchen benachbarter Jaminscher Ketten miteinander durch seitliche Hoftüpfel kommunizieren können, deren Schließhäute bekanntlich für Wasser sehr permeabel sind. So können unter Umgehung der eingeschalteten Luftbläschen gewundene kontinuierliche Wasserfäden zustande kommen.

---

[1]) l. c. S. 207.

Wie eine gewisse Kontuinität zwischen den einzelnen Wassergliedern innerhalb einer Jaminschen Kette denkbar ist, werde ich bei der Besprechung meiner Injektionsversuche zeigen.

Teleologische Betrachtungen über Zweck und Funktion der Luftblasen in den trachealen Leitungsbahnen.

An die theoretischen Erörterungen über die Mechanik der Gas- und Wasserbewegung will ich noch eine teleologische Betrachtung über Zweck und Funktion der Luftblasen in den trachealen Leitungsbahnen anschließen, da eine solche Betrachtungsweise unter der Voraussetzung, daß sie sich auf der Basis experimentell ermittelter Tatsachen aufbaut, oft zu neuen, interessanten Gesichtspunkten führt, die dazu geeignet sind, unsere Einsicht in die physiologischen Vorgänge zu vertiefen. In der umfangreichen Literatur über die Gas- und Wasserbewegung wird das Eindringen von Luft in die trachealen Elemente, soweit man es überhaupt zugesteht, immer nur als eine störende Nebenerscheinung der Wasserbewegung betrachtet, als ein notwendiges Übel, das die Lösung des Saftsteigeproblems nur noch schwieriger gestaltet. In bewußtem Gegensatz zu dieser allgemein verbreiteten Ansicht möchte ich hier die physiologische Bedeutung der bei hoher Saugung in Erscheinung tretenden Permeabilität der Gefäßwände für Luft betonen. Bei ihrem Ausbleiben würde die oben erörterte, durch Luftblasen bewirkte Suspension der einzelnen Wasserglieder innerhalb der Leitungsbahnen unterbleiben. Der dadurch bedingte hydrostatische Gegendruck müßte natürlich den Wasseraufstieg sehr erschweren. Ferner könnten sich unter Umständen bei völliger Impermeabilität die Zugspannungen in den Leitungsbahnen so enorm steigern, daß sie zu Zerreißungen der sehr dünnen Schließhäute in den Hoftüpfeln oder zu verhängnisvollen Störungen in der Wasserleitung führen könnten. Solche Zugspannungen würden bei reichlicher Wasserversorgung, also bei maximaler Saftfülle, durch das Gewicht der an den transpirierenden Zellen hängenden, den ganzen Stamm von der Krone bis zur Wurzel durchziehenden Wassermassen erzeugt werden; bei Wassermangel würden sie dagegen als enorm gesteigerter negativer Druck in die Erscheinung treten, und zwar gleichzeitig in allen Leitungsbahnen in ziemlich gleicher Stärke. Die durch extrem gesteigerte Zugspannungen bedingten verhängnisvollen Störungen werden nun durch das Auftreten von Luftblasen verhindert.

Ich habe schon oben gezeigt, wie diese im Verein mit der verschiedenen Weite der trachealen Elemente die Ausschaltung von Leitungsbahnen ermöglichen und so regulieren, daß die weiteren, luftreicheren Gefäße, die für eine Wasserleitung unter ungünstigen

Verhältnissen weniger geeignet sind, zuerst ausgeschaltet werden. Die Zahl der außer Funktion gesetzten Bahnen nimmt dabei entsprechend der steigenden Differenz zwischen Wasserverbrauch und Wasserzufuhr zu. Auf diese Weise wird das dem Baume zur Verfügung stehende Wasserquantum für die engen Leitbahnen reserviert, in deren Funktion somit keine wesentliche Störung eintreten kann. Bei reichlicher Wasserzufuhr oder verminderter Transpiration geht von diesen Bahnen aus die Wiederfüllung der ausgeschalteten Gefäße von statten. Ohne die Einrichtung der sukzessiven Ausschaltung würde dagegen unter ungünstigen Verhältnissen in allen trachealen Elementen Wassermangel und somit Abscheidung und Einsaugung von Luft eintreten, was schließlich einen allgemeinen Stillstand in der Wasserzufuhr zur Folge hätte. Bei langdauerndem Wassermangel würde auch die der Wandung adhärierende Wasserschicht aufgesogen werden, was zu dauernder Funktionsstörung führen müßte.

Ebenso wie die zeitweise Ausschaltung der Leitungsorgane kommt auch dank der regulierenden Tätigkeit der Luftblasen die Einrichtung der Reservoire zustande, aus denen bei lebhafter Transpiration mehr Wasser geschöpft als aus dem Boden aufgenommen werden kann. So mildern diese Wasserbehälter die im Verlauf von 24 Stunden auftretenden starken Gegensätze in der Verdunstung und setzen die Pflanzen instand, kurze Perioden äußerst gesteigerter Transpiration ohne Schädigung zu überstehen. Hierin ist auch der Vorteil der Hölzer mit fortgeschrittener Differenzierung im Bau der trachealen Elemente zu erblicken.

Auch bei der Suspension der Wassersäulen durch eingeschaltete Gasblasen, auf die schon Strasburger aufmerksam gemacht hat, kommt diesen eine regulierende Tätigkeit zu. Sind in einem Gefäß zu lange und zu schwere Wassersäulen vorhanden, so treten infolge der dadurch bedingten Zugspannungen Luftblasen auf, die wegen ihrer geringen Beweglichkeit und der Bildung von Menisken dem weiteren Sinken der Wassermassen entgegenarbeiten, und zwar wird die Bildung von Gasblasen, die die Wasserfäden in kürzere Abschnitte zerlegen, so lange anhalten, bis sich in den Gefäßen ein labiler Gleichgewichtszustand einstellt, in welchem der hydrostatische Druck der Wassermassen durch Adhäsion an die imbibierte Gefäßwand und durch die kapillare Tragkraft der eingeschalteten Luftblasen aufgehoben wird. In diesem Falle hat also die von den transpirierenden Blattflächen ausgehende Saugung die Wassermassen nicht zu tragen, sondern nur zu bewegen.

Bedeutung der Differenzierung im Bau der Leitungsorgane dikotyler Pflanzen für die Arbeitsteilung bei der Wasserhebung.

Die vorangehenden Betrachtungen über die Zugspannungen hoher kontinuierlicher Wassersäulen und ihre Folgeerscheinungen sind von den Gefäßen hergeleitet und gelten daher nur in mehr oder minder eingeschränktem Maße für die Tracheïden, die ja in den weitaus meisten dikotylen Holzgewächsen neben den Tracheen vorkommen. In den viel engeren und kürzeren Tracheïden genügen wohl größtenteils zur Kompensation des hydrostatischen Druckes die Adhäsion des Wassers an der imbibierten Wandung im Verein mit der Reibung und den Filtrationswiderständen der in die Wasserbahn eingeschalteten Membranen, deren Zahl bei der geringen Länge der Tracheïden bedeutend größer als bei den Gefäßen ist. Folglich sind hier bei reichlicher Wasserversorgung Luftblasen nicht immer unbedingt notwendig. Sie treten nur dann auf, wenn das Mißverhältnis von Wasserzufuhr und Abgabe zu einer negativen Spannnung in den Leitungsbahnen führt; und auch in diesem Falle in sehr beschränktem Maße, da die engeren Tracheïden den durch Hoftüpfel mit ihnen kommunizierenden weiteren Gefäßen Wasser zu entziehen vermögen und so zum größten Teil funktionsfähig bleiben, während — wie wir oben sahen — die weitlumigen Tracheen durch Auftreten und Ausdehnung von Luftblasen nacheinander entleert und von der Wasserleitung ausgeschlossen werden.

Ferner wurde schon früher dargelegt, wie die in englumigen Elementen auftretenden Luftblasen infolge ihrer größeren Oberflächenspannungsenergie weniger die Wasserleitung hemmen und eher wieder entfernt werden.

So sehen wir denn, daß die Tracheïden geradezu als Leitungsbahnen unter ungünstigen Verhältnissen prädestiniert sind, während die weiten Gefäße vor allem als Reservoire dienen, welche starke Transpirationsschwankungen in ihrer schädigenden Wirkung abschwächen sollen. Für die direkte Wasserleitung gewinnen sie eine höhere Bedeutung bei großer Saftfülle, zur Zeit eines starken Blutungsdruckes, der Zugspannungen in den Gefäßen kaum aufkommen läßt. Es trifft sich nun überaus günstig, daß der Wurzeldruck besonders groß bei Beginn der Knospenentfaltung ist, also zu einer Zeit, wo eine rasche Wasserbeförderung notwendig wird. Für eine solche sind aber gerade die Gefäße besonders geeignet 1. wegen der geringen Zahl trennender Querwände, 2. wegen ihrer Weite, da ja die bei gleichem Druck durch zwei Röhren strömenden Flüssigkeitsmengen proportional der vierten Potenz des Radius sind. So können die

dikotylen Bäume auf Grund ihrer weitgehenden Differenzierung in den trachealen Leitungsbahnen den verschiedensten an sie herantretenden Anforderungen voll und ganz gerecht werden. Wenn nun Jost[1]) in seiner 1913 erschienenen Pflanzenphysiologie noch schreibt: „Wenn wir aber bei der Mehrzahl der Pflanzen neben langen und weiten Tracheen auch enge und kurze Tracheïden finden, so werden wir vermuten dürfen, daß dieser Verschiedenheit in der Form der leitenden Elemente auch eine verschiedene Funktion entspricht. Worin die Arbeitsteilung zwischen den beiderlei Elementen liegt, das wissen wir nicht"; so glaube ich, durch die soeben dargelegten, auf experimenteller Basis sich aufbauenden Betrachtungen in kausal befriedigender Weise diese Frage gelöst zu haben.

Versuche zur Markierung der Bahnen des Luftstromes.

1. Methodik.

Bei meinen experimentellen Untersuchungen über die Gasbewegung in dikotylen Holzgewächsen wurde in mir der Wunsch rege, die Bahnen der durchgesogenen Luft zu markieren. Farbstofflösungen kommen hierfür wegen der Unwegsamkeit der Lentizellen und Spaltöffnungen für Flüssigkeiten nicht in Betracht.

Schon Strasburger[2]) hat Versuche zur Markierung der Wege des Luftstroms in Pflanzen angestellt, aber mit negativem Erfolg; sagt er doch selbst: „Diese Versuche fielen nur halb befriedigend aus. Die verhältnismäßig besten Erfolge erzielte ich mit Bromdämpfen. . . . Eine Möglichkeit, mit Hilfe des Bromeingriffes die Stellen der Gefäßwand näher zu bestimmen, an welchen die Einsaugung erfolgt, war aber auch in diesem günstigsten Falle nicht gegeben. Ich mußte mich mit dem Resultate begnügen, durch die Braunfärbung den direkten Nachweis des Eindringens eines Gases in die Gefäße durch Vermittlung der Lentizellen überhaupt erbracht zu haben".

Da ich sonst in der gesamten Literatur keine Methode zur Markierung der Gasbahnen in Pflanzen fand, so war ich auf mich selbst angewiesen. Ich kam schließlich auf den Gedanken, durch einen abgeschnittenen Zweig ein bestimmtes Gas zu saugen, das mit einer verdünnten Salzlösung, mit welcher der Sproß durchtränkt war, einen deutlichen Niederschlag gibt. Die Flüssigkeit wird von dem beblätterten Zweige infolge transpiratorischer Saugung aufgenommen und breitet sich allmählich durch Diffusion von den Gefäßbündeln aus über die umgebenden Gewebe des Holzkörpers und der Bastzone.

---

[1]) L. Jost, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, 3. Aufl., 1913, S. 92.
[2]) Strasburger, Leitungsbahnen, 1891, S. 724.

Als Reagentien, die gute Niederschläge miteinander ergeben, kommen in Betracht: Schwefelwasserstoffgas auf Kupfervitriol, 1 % Silbernitrat oder Kupferoxydammoniak, wobei dunkelbraune bis schwarze Niederschläge von Kupfer- oder Silbersulfid entstehen. Weniger geeignet ist Acetylen mit ammoniakalischer Kupferchlorür- oder Silberlösung, wobei ein brauner bis violettroter Niederschlag von Acetylenkupfer $(C_2Cu_2H)_2O$ oder ein weißer Niederschlag von Acetylensilber sich bildet. Doch ist wegen des explosiven Charakters der entstehenden Niederschläge bei diesen Reaktionen große Vorsicht geboten.

Am geeignetsten für die Markierung der Gasbahnen ist die Einwirkung von Schwefelwasserstoffgas auf Kupfervitriollösung, die sich nach folgender Gleichung vollzieht:

$$H_2S + CuSO_4 = CuS + H_2SO_4.$$

Die von mir verwendete 5 % Kupfervitriollösung steigt sehr rasch in den beblätterten Sprossen auf, anfangs durchschnittlich 1 Meter pro Stunde, später etwas langsamer. In stärkeren Konzentrationen (10 % bis 30 %) wirkt sie zu wasserentziehend, wodurch ihre Geschwindigkeit beim Aufstieg stark herabgesetzt wird. Auch die Diffusion in radialer Richtung geht ziemlich schnell vonstatten, so daß nach einiger Zeit dünne Stengel ganz durchtränkt sind, wovon man sich durch Eintauchen des Stengelquerschnitts in Kaliumferrocyanidlösung und durch den dabei gebildeten braunroten Niederschlag des Kupfersalzes der Ferrocyanwasserstoffsäure leicht überzeugen kann. Die Blätter der aufsaugenden Zweige werden allmählich schmutziggelb bis braun, bleiben aber noch lange Zeit turgeszent.

Die genügend durchtränkten Sprosse werden unter peinlichster Vermeidung jeglicher Verletzung in einen Glasballon von 60 Litern Rauminhalt gebracht, in den vorher Schwefelwasserstoffgas durch ein bis auf den Boden reichendes Glasrohr eingeleitet worden war, während gleichzeitig durch eine Wasserstrahlluftpumpe die spezifisch leichtere Luft abgesogen wurde. Sonst ist die Apparatur im Prinzip dieselbe wie bei den andern Saugversuchen. Das kurze Stengelstück, das durch den durchbohrten Kork aus dem Glasballon herausragt, wird entrindet und tüchtig eingefettet, damit nicht durch bloßgelegte Markstrahlinterzellularen atmosphärische Luft eingesogen wird. Das Schwefelwasserstoffgas tritt anfänglich schon bei geringer Saugung in großen Quantitäten aus dem Querschnitt aus; allmählich läßt aber die Intensität des Gasaustritts nach infolge der in den Bahnen auftretenden Verstopfungen. Eine geringe Menge des in den Gefäßen ausgefällten Kupfersulfids tritt in kolloidal gelöstem Zustande aus dem Querschnitt aus, um sich in dem schwefelwasserstoffhaltigen Wasser in lichten, bräunlichen Wölkchen abzuscheiden.

Die Laubsprosse, deren Blattnerven sich nach kurzer Einwirkung, meist schon nach wenigen Minuten, braun bis schwarz färben, bleiben ganz verschiedene Zeitspannen hindurch, wenige Stunden bis 1½ Tage, in der Schwefelwasserstoffatmosphäre. Die Saugung überschreitet nicht 30 cm Hg.

Zur mikroskopischen Untersuchung der injizierten Zweige werden zum Vergleich auch Sprosse herangezogen, die nur mit Kupfervitriol durchtränkt sind, damit nicht die von dieser Lösung herrührenden Veränderungen auf Kosten der Gaseinwirkung gesetzt werden können. — Den Einwand, daß Schwefelwasserstoff und Kupfervitriol schwere Gifte für die Pflanzen sind, halte ich nicht für schwerwiegend, da doch die Gasbewegung als ein physikalischer Vorgang auf rein mechanischem Wege erklärt werden muß, wobei es ganz gleichgültig ist, ob die Zellen lebend oder tot sind.

Ich gehe nun zur Beschreibung der aus der mikroskopischen Untersuchung resultierenden Befunde und ihrer Bedeutung für das Saftsteigeproblem über.

2. Ergebnisse der mikroskopischen Untersuchung und ihre Bedeutung für das Saftsteigeproblem.

Sowohl auf Querschnitten als auch an radialen und tangentialen Längsschnitten von den mit Kupfersulfid injizierten Stengeln sieht man deutlich, daß nur selten die Lumina der Gefäße und Tracheïden von dem Niederschlag ganz erfüllt sind. Meistens bildet er nur einen mehr oder minder starken Wandbelag; doch sammelt er sich mitunter in den zugespitzten Enden der Tracheïden und an den Scheidewänden der Gefäße an. In vielen trachealen Elementen fehlt überhaupt jeglicher Niederschlag.

Sehr auffallend ist die Erscheinung, daß sich das Kupfersulfid vor allem auf den Verdickungsleisten der Netz- und Spiralgefäße niedergeschlagen hat. Diese sind ganz dunkelbraun bis schwarz gefärbt, während hingegen die dazwischen liegenden Rinnen meist frei von Niederschlag und — abgesehen von eventuell vorhandenen Tüpfeln — die Wände nur leicht gebräunt sind. Diese Tatsache zeigt uns, daß sich der Gasstrom vorzugsweise innerhalb des durch die vorspringenden Verdickungsleisten eingeengten Lumens der Gefäße bewegt, ohne sich in die rinnenartigen Vertiefungen auszubreiten. Auf diese Weise bleibt zwischen den Luftblasen und den unverdickten Partien der Gefäßwandung eine dünne Wasserschicht erhalten, welche die einzelnen Wasserglieder der in den Tracheen enthaltenen Jaminschen Ketten miteinander verbindet und es ermöglicht, daß infolge transpiratorischer Saugung Wasser in der Richtung der Spiralbänder, an den

Luftblasen vorbei, zu dem nächst höheren Wassersäulchen überfließen kann.

Gegenüber dem möglichen Einwand, der sich auf die minimale Tiefe der Rinnen zwischen den Verdickungsleisten stützt, mache ich darauf aufmerksam, daß die zu umgehenden Luftblasen nur Bruchteile eines Millimeters lang sind. Nach Schwendener[1]) „befindet sich in jedem Gefäß unserer Laubhölzer eine Jaminsche Kette, deren Luftblasen im Durchschnitt etwa eine Länge von 0,33 mm besitzen, während die damit alternierenden Wassersäulen nur ungefähr 0,14 mm erreichen". Ist aber die Luft verdünnt, so nimmt sie natürlich einen entsprechend größeren Raum ein.

Die Möglichkeit einer Bewegung des Wassers zwischen Luftblasen und den Wänden der Leitungsbahn mit Hilfe einer äußerst dünnen, der Gefäßwand adhärierenden Wasserschicht ist zuerst von Vesque[2]) angenommen und dann von Strasburger[3]) experimentell untersucht worden. An dünnen Lamellen aus dem Splintholz von Coniferen[4]) und dikotylen Holzgewächsen[5]) beobachtete er, daß Farbstofflösung in Tracheïden an kleinen Luftblasen vorbeifließt, und zwar bei Druckdifferenzen, die nicht ausreichten, um die Gasblasen selbst in Bewegung zu setzen. Bei sehr großen Luftblasen „trat Farbstofflösung alsbald seitlich durch die Tüpfel oberhalb der Luftblase in die Tracheïde aus den benachbarten ein. Daß nicht auch in allen andern Fällen die oberhalb einer Luftblase sich zeigende Farbstofflösung seitlichen Ursprungs war, wurde in zahlreichen Fällen sicher konstatiert"[6]).

In schärfstem Gegensatz zu Strasburger leugnet aber Schwendener[7]) vollkommen die Möglichkeit einer Wasserbewegung zwischen Luftblasen und Membranen. Bei der Nachprüfung der Versuche Strasburgers[8]) hat er „ein eigentliches Vorbeifließen von Wasser zwischen Luftblase und Wand jedoch niemals beobachtet, und sobald die Bewegung sich etwas verlangsamt hatte, war überhaupt nichts mehr zu sehen, was als Vorbeifließen hätte gedeutet werden können". Er gelangt zu dem Ergebnis[9]), „daß die Vorstellung des Überfließens von

---

[1]) Schwendener, Untersuchungen über das Saftsteigen. Bot. Mitteil., 1898, Bd. I, S. 215.

[2]) Vgl. Strasburger, Leitungsbahnen, S. 699, und Schwendener, Ges. Bot. Mitteil., S. 266 u. 242.

[3]) Strasburger, l. c. S. 699 ff. [4]) Strasburger, l. c. p. 699 ff.

[5]) Strasburger, l. c. S. 709.

[6]) Straßburger, l. c. S. 704.

[7]) Schwendener, Zur Kritik der neuesten Untersuchungen über das Saftsteigen. Ges. Bot. Mitteil. S. 256 ff.

[8]) Schwendener, l. c. Ges. Bot. Mitteil. S. 268.

[9]) Schwendener, l. c. S. 271.

Tropfen zu Tropfen sowohl der theoretischen wie der realen Grundlage vollständig entbehrt. . . . Vielmehr genügt die Annahme einer raschen Wasserbewegung, zuweilen auch von der Seite her, vollständig, um das Gesehene zu erklären".

Nach Schwendeners Ansicht heben also die Luftblasen die Kontinuität der Wasserfäden in gradliniger Richtung vollständig auf. Da nach ihm die Gefäße Ketten aus völlig getrennten Luft- und Wassersäulchen enthalten, und da eine Bewegung der gesamten Jaminschen Ketten infolge ihres großen Widerstandes gegenüber einseitigem Überdruck nicht angenommen werden kann, so sieht sich denn Schwendener zur Erklärung des Wasseraufstiegs zu der unumgänglichen Annahme[1]) gezwungen, „daß die Lebenstätigkeit der Zellen irgendwie in die Saftbewegung eingreift".

Auf Grund der mikroskopischen Untersuchung der Zweige, die nach der von mir angegebenen Methode mit Kupfersulfid injiziert waren, bin ich zu der Überzeugung gekommen, daß Schwendeners Theorie von der völligen Isolierung der Wasserteilchen durch Luftblasen nicht haltbar ist. Die Präparate sprechen vielmehr dafür, daß die in den spiralförmig gewundenen Vertiefungen zurückgehaltenen kapillaren Wasserfäden die Kontinuität der Wassersäulchen in den trachealen Leitungsbahnen herstellen trotz der Luftblasen, die infolge starker Zugspannung auftreten und, zwischen den vorspringenden Verdickungsleisten aufgespannt, gleichzeitig dazu dienen, die eingeschalteten Wassersäulchen gewissermaßen der Einwirkung der Schwere zu entheben.

Für die Ansicht, daß die Luftblasen in den Leitungsorganen gleichsam nur Einschlüsse in den Wasserfäden darstellen, sprechen auch die Ergebnisse der von Strasburger ausgeführten Injektionsversuche mit Gelatine. Die transpirierenden Äste, die Gelatinelösungen in dünnflüssiger Form aufgesogen hatten, zeigten in den Gelatinezylindern eingeschlossene Luftblasen[2]). „Da die so injizierten Gefäße auf Querschnitten völlig isoliert sich zeigten, so war die Annahme einer Umgehung der Luftblasen, mit Hilfe angrenzender Elemente, ausgeschlossen" [3]).

Nach diesen theoretischen Erörterungen kehre ich zur Beschreibung meiner mikroskopischen Befunde zurück. Abgesehen von den Verdickungsleisten sind besonders stark die Tüpfel injiziert, deren Hofräume oft vollständig von dem dunkelbraunen Niederschlag verstopft sind. Dies beweist, daß das Gas nicht durch die ganze

---

[1]) Schwendener, l. c. S. 296.

[2]) Strasburger, l. c. S. 691 u. 710.

[3]) S. 710.

Dicke der Gefäßwände, sondern nur durch die dünnen Schließhäute der Tüpfel geht, was ja schon a priori anzunehmen war.

Auf Radialschnitten findet man, daß die Tüpfel besonders an den Stellen injiziert sind, wo die Gefäß- und Tracheïdenstränge von den Markstrahlen durchkreuzt werden. Hierdurch findet folgende Vermutung Strasburgers[1]) ihre experimentelle Bestätigung: „Fragen wir uns aber, da die experimentellen Belege versagen, welche Stellen es wohl sein dürften, an welchen die Luft unter so hohem Druck durch die Gefäßwandung diffundiert, so weisen die anatomischen Befunde zunächst auf die Orte hin, an welchen die Gefäßwand die Markstrahlinterzellularen streift".

Auf Tangentialschnitten ist ebenfalls leicht zu konstatieren, daß die Markstrahlinterzellularen, die, von den Lentizellen ausgehend, die primäre und sekundäre Rinde, das Kambium und schließlich das Xylem in radialer Richtung durchsetzen, mehr oder minder vollständig von Kupfersulfid verstopft sind. Auch die tracheïdalen Markstrahlelemente, sowie viele Markstrahlzellen sind in verschieden starkem Maße dunkel gefärbt. So sind die Bahnen, die der Gasstrom einschlägt, um von außen durch Lentizellen und Rinde in die Gefäße zu gelangen, deutlich gekennzeichnet.

Auf Querschnitten durch injizierte Blattstiele und einjährige Stengelteile, die noch keine Lentizellen besitzen, sieht man oft deutlich dicht unter der niederschlagsfreien Epidermis einen schwarzen Ring von Kupfersulfid liegen; das Gas ist also durch die Epidermis diffundiert, wird aber durch den unterhalb dieser Schicht sich bildenden Niederschlag am weiteren Vordringen ins Innere des Stengels gehindert.

Weniger glücklich als bei den Lentizellen war ich mit der Markierung der Eintrittsstellen des durch Vermittlung der Spaltöffnungen eindringenden Gases. Schon auf Grund makroskopischer Beobachtung kann man aus der dunkel bis schwarz gefärbten Nervatur, die sich so vom Blattgewebe deutlich abhebt, ersehen, daß sich das Gas in den Blattrippen bewegt; doch zeigten Querschnitte durch Blätter, die ebenso wie die Flächenschnitte mit Hilfe des Mikrotoms hergestellt wurden, daß nur die stärkeren Gefäßbündel Niederschlag führen. Ebenso kann man auf Flächenschnitten konstatieren, daß die letzten englumigen Auszweigungen der Gefäßbündel nie injiziert sind. Dies stimmt vollkommen mit älteren Angaben[2]) von Volkens, Elfving, Scheit und Strasburger überein. Diese Forscher fanden sowohl bei krautigen Pflanzen als bei Holzgewächsen, daß Blätter selbst bei außerordentlich gesteigerter Transpiration in den letzten Gefäßbündel-

---

[1]) Strasburger, l. c. S. 725.

[2]) Vgl. die Literaturangaben bei Strasburger, l. c. S. 696/97.

auszweigungen niemals, wohl aber in stärkeren Bündelästen der Blattlamina Luftblasen enthalten.

Der Grund für diese Erscheinung ist wohl nach den vorstehenden experimentellen und theoretischen Darlegungen einleuchtend. Die äußersten Tracheïden der trachealen Leitstränge halten infolge ihres engen Lumens das Wasser energisch fest; auch sind sie meist in saftreiches Gewebe eingebettet und so vor dem Austrocknen geschützt. Wegen ihres Wasserreichtums sind sie also für Luft äußerst wenig permeabel.

Die Tatsache, daß bei hoher negativer Spannung im Leitungssystem das Gas leichter in die trachealen Bahnen des Stammes und des Stengels als in die Gefäßbündelenden der Blätter eindringt, wo doch bei lebhafter Wasserverdunstung der negative Druck sein Maximum erreichen muß, ist von höchster physiologischer Bedeutung für die Pflanze, da sich ja sonst sehr bald verhängnisvolle Störungen in der Wasserversorgung der transpirierenden Flächen bemerkbar machen würden.

Mit den hier dargelegten mikroskopischen Befunden habe ich nur auf einige besonders auffallende Erscheinungen von allgemeiner Bedeutung aufmerksam gemacht. Leider war es mir nicht mehr möglich, das gesammelte umfangreiche Material an injizierten Hölzern vollständig bis in alle Einzelheiten zu untersuchen, wobei vielleicht noch manches Interessante zutage gefördert worden wäre.

II. Chemischer Teil.

Über die chemische Zusammensetzung der durch Pflanzen gesogenen Luft in ihrer Abhängigkeit von physikalischen und physiologischen Faktoren.

Historische und kritische Betrachtungen.

Bei meinen Untersuchungen über die Gasbewegung in dikotylen Holzgewächsen war es von Interesse, die chemische Veränderung der Luft bei ihrem Durchgang durch die Pflanze kennen zu lernen, da jene vielleicht Rückschlüsse auf die eingeschlagenen Gasbahnen gestattete. Die Zusammensetzung der aus Wasserpflanzen austretenden, sowie der in massiven vegetabilischen Gebilden wie Wurzeln, Knollen, Früchten u. dgl. eingeschlossenen Gase ist öfters festgestellt worden, während die chemische Beschaffenheit der Binnenluft dikotyler Holzpflanzen eingehender nur von Böhm und Krutický untersucht worden ist.

Böhms Arbeit[1]) hat in der wissenschaftlichen Welt gar keine Beachtung gefunden, obwohl die Hauptergebnisse in einer zweiten Schrift noch einmal veröffentlicht worden sind. Die Schuld hieran trägt wohl seine mangelhafte, unwissenschaftliche Methode. Da ihm zur Zeit seiner Untersuchung der negative Druck der Gefäßluft noch unbekannt war, so hat er wichtige Vorsichtsmaßregeln, um das Eindringen von atmosphärischer Luft beim Abschneiden der Zweige zu verhindern, ganz außer acht gelassen. Erklärte er doch selbst[2]): „Von den 620 Analysen, die ich zur Beantwortung der mir vorgelegten Fragen durchgeführt habe, sind heute zunächst nur mehr jene von Interesse, die sich auf Gase beziehen, die im Winter 1874/75 aus auftauenden Syringa-Zweigen ausgesaugt wurden". Und selbst über die wenigen Versuche fällt er das Urteil[3]): „Bezüglich der Qualität und Quantität der aus gefrorenen Zweigen ausgesaugten Luft ist zu bemerken, daß trotz der größten Vorsicht infolge teilweisen Auftauens die Zweige während der Zusammenstellung der Apparate von denselben (d. i. den Zweigen) in der Regel etwas Luft eingesaugt wird".

Aber nicht bloß die Art und Weise der Gewinnung der Gase läßt viel zu wünschen übrig, sondern auch der theoretischen Verwertung seiner experimentellen Befunde geht Eindeutigkeit und Exaktheit völlig ab, da er bei der Interpretation maßgebende Faktoren gänzlich unberücksichtigt läßt, so z. B. die ganz selbstverständliche Tatsache, daß die durchgesogene Luft durch Lebensprozesse der Pflanzen in ihrer Zusammensetzung um so mehr verändert wird, je langsamer der Gasaustritt erfolgt. Dieser Vorwurf richtet sich besonders gegen Böhms Versuche mit Weidenstecklingen und die hieraus gezogenen Folgerungen über den Einfluß von Beleuchtung und Transpiration auf die Zusammensetzung der in Pflanzen enthaltenen Gase.

Aber auch Kruticki[4]) kann man diesen Vorwurf nicht ganz ersparen. Er kommt in seiner Untersuchung zu dem Ergebnis, daß die Binnenluft des Holzes im Winter bedeutend ärmer an Sauerstoff und reicher an Kohlensäure ist als im Sommer, wo sie nicht sehr von der atmosphärischen Luft abweicht. Dieser Schluß ist aber nicht ohne weiteres berechtigt infolge der sehr großen Unterschiede in der Dauer der Gasgewinnung. Diese beträgt, wie aus der Tabelle ersichtlich ist,

---

[1]) Böhm, Über die Zusammensetzung der in den Zellen und Gefäßen enthaltenen Luft. Landw. Versuchsstationen, Bd. XXI, 1878, S. 373 ff.

[2]) Böhm, l. c. S. 377.

[3]) Böhm, l. c. S. 738.

[4]) Kruticki, Die Gasbewegung in den Pflanzen. Scripta Botanica Horti Univ. Imp. Petropolitanae, Bd. II, Heft 2, S. 115—153. St. Petersburg 1888. Die russische Originalarbeit stand mir nicht zur Verfügung, sondern nur das Referat im Bot. Zentralblatt 1889, Bd. 39, S. 30.

im November immer das Vielfache, öfters das 7- und sogar 12 fache von der im April zur Gewinnung einer gleich großen Gasmenge erforderlichen Zeit. Die im November durchgesogene Luft ist also viel länger der alterierenden Einwirkung des Atmungsprozesses ausgesetzt, worauf wenigstens zum Teil ihre Sauerstoffarmut und ihr Kohlensäurereichtum zurückzuführen ist. Die Vernachlässigung des in Rede stehenden Faktors erklärt wahrscheinlich auch die großen Widersprüche in den Angaben von Kruticki[1]) und Faivre-Dupré[2]).

Andere Untersuchungen über die Zusammensetzung der Gefäß- und Interzellularluft in dikotylen Holzgewächsen liegen nicht vor. Da aber die Kenntnis hiervon von hoher Bedeutung für die richtige Beurteilung wichtiger pflanzenphysiologischer Vorgänge ist, so halte ich es für angebracht, meine gasanalytischen Untersuchungen wenigstens zum Teil zu veröffentlichen. Ich habe dabei nicht, wie Böhm und Kruticki es taten, das Hauptgewicht auf die Bestimmung der beständig variierenden Zusammensetzung der Binnenluft gelegt, sondern vielmehr die Bedingungen und Ursachen der Veränderungen untersucht, welche die Innenatmosphäre der lebenden Pflanzen erfährt.

Methodik.

Auf die Methode der Gasgewinnung brauche ich hier wohl nicht mehr einzugehen, da die hierzu erforderlichen Apparate sowie die Versuchsanordnung schon im ersten Teil dieser Arbeit besprochen worden sind. Nur noch einige Vorsichtsmaßregeln will ich hier erwähnen. Sämtliche Glashähne wurden eingefettet. An den Stellen, wo die einzelnen Teile der Apparate durch Kautschukschläuche miteinander verbunden sind, stoßen immer die Glasröhren unmittelbar aneinander, um die Diffusion des austretenden und aufsteigenden Gases durch Kautschuk zu verhindern. Alle Verbindungsstellen in der Apparatur, besonders die Ansatzstelle des an seinem unteren Ende entrindeten Zweiges wurden sorgfältig mit Gelatine verklebt Um das Eindringen von atmosphärischer Luft beim Abschneiden der Zweige zu verhindern, wurden diese unter Wasser oder wenigstens unter gleichzeitigem Begießen mit Wasser vom Baum getrennt und dann im Laboratorium unter ausgekochtem Wasser um 10—20 cm verkürzt. Besondere Sorgfalt wurde der Sterilisation des Stengelquerschnitts zugewendet, um die störende Mitwirkung von Bakterien auszuschließen. Die Schnittfläche wurde unter ausgekochtem Wasser mit einem sterilisierten Messer hergestellt und durch kurzes Eintauchen in 1—2%

---

[1]) Kruticki, l. c.

[2]) Vgl. Pfeffer, l. c. S. 188.

Formalin- oder Sublimatlösung von allen Keimen befreit. Das Wasser im Apparat war durch anhaltendes Kochen vollständig luftfrei gemacht worden und hatte mit Hilfe einer einfachen Vorrichtung bei der mit der Abkühlung verbundenen Kontraktion nur Wasser, nicht aber Luft nachsaugen können.

Zur Analyse benutzte ich eine Hempelsche Gasbürette und zwei Absorptionspipetten, von denen die eine zur Absorption von Kohlensäure mit einer 33% Kalilauge und die andere zur Absorption des Sauerstoffs mit Phosphorstangen gefüllt war. Was die Handhabung dieser Apparate angeht, so verweise ich auf die einschlägige Literatur[1]). Die dort angegebenen Vorsichtsmaßregeln wurden alle sorgfältig beachtet, so z. B. Zusammenfließen der Sperrflüssigkeit, Sättigung der Absorptionsmittel und des Sperrwassers entsprechend den Partialpressungen der einzelnen Gasanteile bei der nachfolgenden Analyse, ferner zulässiger Absorptionswert, Temperatur, Luftdruck, Tension des Wasserdampfes, Schutz gegen direkte Bestrahlung usw. Doch auf einen Faktor muß ich hier näher eingehen.

Untersuchung der durch verschiedene Absorption der einzelnen Gase im Wasser bedingten Fehlerquelle.

Infolge des beständigen Wasserverbrauchs durch die transpirierenden Zweige mußte das aus der Schnittfläche austretende Gas über Wasser aufgefangen werden. Steht nun ein Gemenge von Gasen, die chemisch nicht aufeinander einwirken, in Berührung mit Wasser, so löst sich jeder Gasbestandteil unabhängig von den übrigen, und zwar laut des Henry-Daltonschen Gesetzes nach der Größe seines Löslichkeitsgrades und seines Partialdruckes.

1 Vol. Wasser von 20° C. absorbiert von atmosphärischen Gasen folgende auf 0° und 760 mm Druck reduzierte Volumina: Luft 0,01869; Stickstoff 0,01542; Sauerstoff 0,03103 und Kohlensäure 0,90140. Mithin verhalten sich die Absorptionskoëffizienten des Wassers für Stickstoff, Sauerstoff und Kohlensäure wie 1 : 2 : 58,5. Die Partialdrucke dieser Gase stehen in der atmosphärischen Luft im Verhältnis von 79,2 : 20,8 : 0,03. Da die Löslichkeitsgrade für Sauerstoff und Stickstoff sich wie 2 : 1, die partiellen Pressionen in der Atmosphäre dagegen wie 1 : 4 verhalten, so müssen sich in der vom Wasser absorbierten Luft die Prozentzahlen für Sauerstoff und Stickstoff wie 1 : 2 verhalten, d. h. ⅓ der gelösten Luft besteht bei gewöhnlicher

[1]) W. Hempel, Gasanalytische Methoden, 3. Aufl., 1900, Braunschweig. — Clemens Winkler, Lehrbuch der technischen Gasanalyse, Leipzig, 3. Aufl., 1901.

Temperatur aus Sauerstoff; denn die gelöste Kohlensäuremenge kommt infolge ihres äußerst geringen Partialdruckes kaum in Betracht; sie beträgt 0,03—0,05%, also ebensoviel wie in der Atmosphäre. Stärkere Abweichungen von der normalen Zusammensetzung der Luft zeigt aber das vom Wasser gelöste Gas, wenn in dem darüber befindlichen Gasgemisch die Partialpressung der Kohlensäure bedeutend zunimmt. So läßt sich aus dem Löslichkeitsgrade und dem jeweiligen Partialdrucke der einzelnen Gasanteile berechnen, daß 100 ccm Wasser, die bei 15° rund 2 ccm Luft lösen, ungefähr 0,67 ccm CO_2, 0,447 ccm O und 0,882 ccm N enthalten, wenn das Gasgemenge über dem Wasser aus 1% CO_2, 20% O und 79% N besteht. Denn in diesem Falle verhalten sich die partiellen Tensionen von Kohlensäure, Sauerstoff und Stickstoff wie 7,6 : 152 : 600, die entsprechenden Löslichkeitsgrade wie 60 : 2 : 1, folglich die Produkte aus beiden wie 456 : 304 : 600 = 57 : 38 : 75. Man erhält also die Gleichung:

$$57x + 38x + 75x = 2$$

$$x = \frac{1}{85}$$

$$\frac{57}{85} = 0{,}67\ CO_2;\quad \frac{38}{85} = 0{,}447\ O;\quad \frac{75}{85} = 0{,}882\ N.$$

Bei einem Gasgemisch von 5% CO_2, 15% O und 80% N würden 100 ccm Wasser etwa 1,5 ccm CO_2, 0,16 ccm O und 0,4 ccm N, bei einem Gemenge von 3% CO_2, 15% O und 82% N dagegen 1,27 ccm CO_2, 0,20 ccm O und 0,58 ccm N enthalten.

Um nun experimentell festzustellen, wie groß bei meinen Versuchen die durch ungleiche Absorption der einzelnen Gasbestandteile bedingte Fehlerquelle ist, stellte ich folgende Untersuchung an. Bei einer Reihe von Versuchen wurde die gesammelte Gasmenge in zwei gleiche Portionen geteilt, von denen die eine sofort analysiert, während die andere mit der durch langes Kochen aus der Sperrflüssigkeit ausgetriebenen Gasmenge vereinigt und dann erst der Analyse unterworfen wurde.

Zur Gewinnung der absorbierten Gasquantität bediente ich mich des von Tiemann und Preusse modifizierten Reichardtschen Apparates[1]).

Die Ergebnisse der Analysen sind in umstehender Tabelle zusammengestellt.

Wie man aus dieser Tabelle ersieht, unterscheidet sich die mit den gelösten Gasen vereinigte Gasportion in ihrer Zusammensetzung relativ wenig von der zuerst analysierten. Daß die Abweichungen bei den einzelnen Versuchen ungleich groß sind, ist darauf zurückzuführen, daß die jeweilig absorbierten Gasmengen sowohl quantitativ als auch qualitativ verschieden sind; quantitativ, weil das

---

[1]) W. Hempel, Gasanalytische Methoden, S. 8—13, 3. Aufl. 1900, Braunschweig.

Name der Pflanze	Menge des ausgekochten Wassers	Absorbierte Gasmenge in ccm	Gasportionen ohne gelöste Gase		Gasportionen mit den gelösten Gasen	
			CO_2 %	O %	CO_2 %	O %
Prunus	350	6,8	0,13	19,53	0,28	19,75
„	220	4,1	0,32	20,23	0,57	20,45
„	280	6,1	1,07	16,07	1,59	16,2
„	100	2,2	4,47	11,22	5,29	11,08
Cotoneaster	130	2,6	2,17	9,58	2,67	9,47
Corylus	120	2,4	0,2	19,81	0,34	20,07
„	300	5,9	1,63	14,6	2,28	14,78
Fagus silvatica	125	2,58	2,89	12,22	3,71	12,3
Picea excelsa	100	1,79	2,6	13,6	3,48	13,66
Quercus	100	1,68	0,5	19,1	0,79	19,29
Salix	225	4,6	1,1	18,2	1,65	18,37

Volumen der Absorptionsflüssigkeit, sowie Druck und Temperatur zur Zeit der Absorption ungleich sind; qualitativ dagegen infolge der Verschiedenheit im Verhältnis der Partialdrucke in den über Wasser aufgefangenen Gasgemischen.

In Wirklichkeit sind aber die Differenzen zwischen den beiden Gasportionen bedeutend geringer als es die Tabelle angibt, weil ja bei den vorliegenden Versuchen die ganze absorbierte Gasmenge nur mit der Hälfte des durchgesogenen Luftvolumens vereinigt worden ist. Ferner wurde das absorbierende Wasservolumen absichtlich recht groß gewählt, während bei den späteren Experimenten immer nur 100 ccm Wasser, die außerdem noch zum weitaus größten Teil in den transpirierenden Pflanzen aufgesogen wurden, mit dem austretenden Gas in Berührung kamen. In Anbetracht des Umstandes, daß sich bei der langen Versuchsdauer ein Gleichgewichtszustand zwischen der im Wasser gelösten und der darüber befindlichen Luft einstellen muß, habe ich davon Abstand genommen, aus den wenigen, schließlich im Gasbehälter zurückbleibenden Kubikzentimetern Wasser das darin enthaltene Gas auszutreiben, zumal es mir ja bei meinen analytischen Untersuchungen weniger auf die absoluten als auf die relativen Mengen ankam und der fragliche äußerst kleine Fehler bei allen Versuchen annähernd gleich war.

Besprechung allgemeiner analytischer Befunde.

Ich gehe nun zur Beschreibung der gasanalytischen Befunde über, und zwar zuerst zu solchen, wo mit Hilfe der auf S. 2 beschriebenen Versuchsanordnung das Gas an Stelle des aufgesogenen Wassers ausgeschieden wird.

Datum	Name der Pflanze	Dauer der Aussaugung	Gasvol. in ccm	Gasvol. pro St. in ccm	CO_2	O	$CO_2 + O$
9.—18. IV.	Prunus	3 Tg.	86,4	1,2	1,73	17,13	18,86
		6 Tg.	65,9	0,45	1,97	15,9	17,87
13.—18. IX.	Prunus	2 Tg.	96,5	2	0,2	17,1	17,3
		3 Tg.	59,8	0,83	0,85	16,35	17,2
27. IX.—3. X.	Prunus	22 St.	76,6	3,48	0,25	19,45	19,7
		5 Tg.	69,4	0,41	1,1	15,27	16,27
9.—27. IV.	Prunus	3 Tg.	116	1,61	1,83	16,2	18,03
		5 Tg.	38	0,3	2,1	14,5	16,6
		10 Tg.	9,6	0,04	4,0	6,0	10
3.—6. X.	Prunus	41 St.	75,4	1,8	0,93	16,2	17,1
		28 St.	55,9	2	1,6	15,7	17,3
14.—21. VII.	Aesculus	69 St.	74	1,07	0,1	19,49	19,59
	Hippocastanum	4 Tg.	71,8	0,75	1,4	13,7	15,1
12.—29. IV.	Mespilus	4 Tg.	99	1,03	1,0	17,0	18
	grandiflora	2 Tg.	35	0,7	1,9	15,74	17,64
		5 Tg.	70	0,58	3,86	12,73	16,59
		6 Tg.	48	0,33	2,89	12,4	15,29
12.—19. IV.	Mespilus	4 Tg.	130	1,44	0,7	18,9	19,6
	grandiflora	3 Tg.	92	1,3	1,6	16,13	17,73

Wie die Tabelle zeigt, sind die erhaltenen Zahlenwerte sehr variabel; doch tritt uns sowohl hier als auch bei allen folgenden Versuchen als eine allgemeingültige Erscheinung die Tatsache entgegen, daß die Prozentsumme von Kohlensäure und Sauerstoff stets geringer ist als der Prozentgehalt an Sauerstoff in der atmosphärischen Luft, was schon Böhm beim Aussaugen der Binnenluft auftauender Syringa-Zweige und bei der Gasausscheidung aus Wurzeln von Weidenstecklingen beobachtet hat. Solange die Zweige noch nicht vertrocknet sind, weicht in allen Versuchsreihen die Zusammensetzung des durchgesogenen Gases anfangs weniger von der atmosphärischen Luft ab als in den folgenden Portionen; doch ist die CO_2-Zunahme immer kleiner als die O-Abnahme, und dementsprechend nimmt die Prozentsumme von Kohlensäure und Sauerstoff in den aufeinander folgenden Versuchen beständig ab. Ausnahmen hiervon treten erst bei beginnender Austrocknung zutage. Aus der vorstehenden Tabelle ersieht man schon, daß die CO_2-Zunahme und O-Abnahme, sowie die Schwankungen in den Zahlenwerten für $CO_2 + O$ in enger Beziehung stehen mit den in der Zeiteinheit austretenden Gasquantitäten.

Um aber all diese Verhältnisse näher zu studieren, bedarf es einer Apparatur, bei der die Geschwindigkeit des Gasaustritts, die bei den soeben besprochenen Versuchen abhängig von der variablen,

beständig abnehmenden Transpirationsgröße des Zweiges ist, mit Hilfe künstlicher Saugung nach Belieben reguliert werden kann. Diesen Ansprüchen genügt die auf S. 9—10 beschriebene Versuchsanordnung.

Es zeigte sich nun bei allen weiteren Versuchen, daß in dem durchgesogenen Gasgemisch der Partialdruck der Kohlensäure umgekehrt proportional, die Sauerstoffspannung hingegen proportional dem in der Zeiteinheit austretenden Gasvolumen ist. Ausnahmen von dieser Regel, die, besonders für Kohlensäure, sich zu Beginn und mitunter auch gegen das Ende längerer Versuchsreihen geltend machen, lassen sich immer auf andere, weiter unten noch zu erörternde Ursachen zurückführen.

Welche Ursachen kommen für die Veränderung der durchgesogenen Luft in Betracht?

Es erhebt sich nun die Frage, wie kommt die Veränderung der durch Pflanzen gesogenen Luft zustande? Wird etwa die chemische Beschaffenheit des austretenden Gasgemisches allein durch ungleiche Durchgangsgeschwindigkeiten der einzelnen Gase bedingt?

Zur Beantwortung dieser Frage müssen wir erst auf die Eintritts- und Durchgangsbedingungen der Luft eingehen. Infolge der geringen Permeabilität von Kork und Kutikula stellen die Lentizellen und Spaltöffnungen die hauptsächlichsten Eingangsöffnungen dar. Als bewegende Kraft kommt in Betracht einseitiger Überdruck, der Massenströmung bewirkt, oder ungleiche Zusammensetzung der Gasmenge innerhalb und außerhalb der Pflanze, wodurch eine lebhafte Diffusion angeregt wird.

Durch die Lentizellen und Spaltöffnungen strömen die Gase ein und aus nach dem Gesetze, das die Gasbewegung durch poröse Wände beherrscht. Die Durchgangsgeschwindigkeiten sind folglich umgekehrt proportional der Wurzel aus der Dichte der sich mischenden Gase. Da die spezifischen Gewichte von Kohlensäure, Sauerstoff und Stickstoff 22,132; 16,000 und 14,072 betragen, so besteht für die Durchtrittsgeschwindigkeiten die Proportion:

$$CO_2 : O : N = \frac{1}{\sqrt{22,13}} : \frac{1}{4} : \frac{1}{\sqrt{14,07}} = 0,2125 : 0,25 : 0,2665$$

$$\frac{N}{CO_2} = \frac{0,2665}{0,2125} = 1,25; \quad \frac{N}{O} = \frac{0,2665}{0,25} = 1,066.$$

Hieraus folgt, daß die Diffusionsgeschwindigkeit für Stickstoff 1,066 mal so groß als für Sauerstoff und 1,25 mal so groß wie für Kohlensäure ist. Die Differenzen sind also relativ gering.

Anders verhält es sich bei der diosmotischen Bewegung durch imbibierte Membranen, wo die Durchgangsgeschwindigkeiten der einzelnen Gase proportional ihrer Löslichkeit im Imbibitionswasser und umgekehrt proportional der Wurzel aus ihrer Dichte sind. Folglich

ist die Geschwindigkeit des Sauerstoffs doppelt so groß, die der Kohlensäure 55 mal so groß wie diejenige des Stickstoffs.

Doch geben auch diese Zahlen ebensowenig wie ihre Kombination mit den Diffusionsgeschwindigkeiten durch poröse Scheidewände eine kausal befriedigende Erklärung für die veränderte Zusammensetzung der durch Pflanzen gesogenen Luft. Vor allem wären auch dann die großen Schwankungen im Sauerstoff- und Kohlensäuregehalt bei aufeinanderfolgenden Versuchen mit demselben Zweige völlig unerklärlich, da sich doch in der kurzen Zwischenzeit die Bedingungen für osmotischen Durchgang und Diffusion nur sehr wenig geändert haben können.

Folglich müssen andere Faktoren bei der Veränderung des Gasgemisches mitwirken. Als solche sind zu erwähnen die ungleich starke Absorption der Gase im vegetabilischen Gewebe und im Imbibitionswasser, Entfernung in gelöster Form durch den aufsteigenden Saftstrom, ferner die beiden Phasen des vegetabilischen Betriebsstoffwechsels, Assimilation und Atmung, sowie auch alle Faktoren der Außenwelt, wie Temperatur, Druck, Feuchtigkeit, Belichtung usw., die direkt oder indirekt die vitalen Prozesse beeinflussen, wozu sich noch die großen individuellen Verschiedenheiten in den morphologischen und anatomischen Verhältnissen, im Wassergehalt, Entwicklungszustand usw. gesellen.

Da die chemische Beschaffenheit des austretenden Gasgemisches immer die Resultante aus all den genannten Faktoren ist, und da diese sich meistens nicht nach Belieben regulieren oder ausschalten lassen, ohne die lebende Pflanze schwer zu schädigen, so wird die Untersuchung der für die Veränderung der Binnenluft maßgebenden Ursachen sehr erschwert. Im allgemeinen kann die relative Bedeutung eines solchen Faktors nur durch den Gesamteffekt beurteilt werden, der durch Variation oder Ausschaltung der betreffenden Größe erzielt wird.

Über die Absorption der verschiedenen atmosphärischen Gase in vegetabilischen Geweben habe ich keine besonderen Versuche angestellt; wenn sie auch für Kohlensäure bedeutend größer ist als für Sauerstoff oder gar für Stickstoff, so kann doch dadurch in unserm Fall die durchgesogene Luft nur wenig verändert werden, da die Zweige immer zu einer ganzen Reihe von Versuchen benutzt werden und deshalb die Zellen im Innern mit den Gasen gesättigt sind.

Einfluß des Transpirationsstromes auf die Zusammensetzung der durch Pflanzen gesogenen Luft.

Da die Absorptionskoeffizienten des Wassers für Kohlensäure 29 mal so groß wie für Sauerstoff und 58,5 mal so groß als für Stick-

stoff sind, so muß, in Anbetracht der Tatsache, daß im Innern der Pflanzen infolge der hier allein herrschenden Atmung der Partialdruck der Kohlensäure sehr bedeutend ist, das aufsteigende Wasser sehr viel von diesem Gase lösen und zu den assimilierenden Blattorganen schaffen. Beim Nachlassen der Transpiration muß mithin der Kohlensäuregehalt, eventuell auch in geringerem Maße der Sauerstoffgehalt der durchgesogenen Luft zunehmen. Dies tritt in den meisten Versuchsreihen, wo eine rasche Abnahme der Verdunstung stattfindet, deutlich in die Erscheinung; in den übrigen ist der wahre Sachverhalt durch andere, antagonistisch wirkende Prozesse verdunkelt.

Aus den am Schluß dieser Arbeit zusammengestellten Tabellen IIIA Sorbus; IVA u. IX Corylus avellana; VIIA u. B Salix alba × fragilis; XIII Populus nigra; X, 1—5 Corylus; VIIIA u. C Corylus ersieht man, daß bei rascher Verminderung der in den Pflanzen aufsteigenden Wassermenge sofort die Kohlensäurepressung im austretenden Gasgemisch bedeutend steigt, trotzdem das pro Stunde gewonnene Luftquantum und auch, in den meisten Fällen, der Gehalt an Sauerstoff beständig zunimmt, weshalb die Steigerung im Kohlensäuredruck nicht etwa auf ein Überwiegen des Atmungsprozesses zurückgeführt werden kann.

In den vorliegenden Tabellen weist schon die anfänglich sehr geringe Variation im Prozentgehalt an Sauerstoff darauf hin, daß dieser nur wenig durch die Intensität der Transpiration beeinflußt wird, wie es ja auch auf Grund der relativ geringen Löslichkeit dieses Gases im Wasser zu erwarten ist. Dabei ist noch zu bedenken, daß die jeweilige Kohlensäurepartiärpressung des durchgesogenen Gasgemisches durch den Antagonismus zweier parallel gehender Prozesse, Verminderung des Transpirationsstromes und Zunahme der Gasdurchtrittsgeschwindigkeit, zustande kommt, während der partielle Druck des Sauerstoffs hingegen als die Resultante des Zusammenwirkens dieser Agentien hervorgeht.

Schon Böhm hat auf einen möglichen Zusammenhang zwischen Transpirationsintensität und Kohlensäuregehalt der Binnenluft in Pflanzen aufmerksam gemacht. Doch kommt er auf Grund eines einzigen Experiments mit Weidenstecklingen, dessen mangelhafte Methodik ich schon oben kritisiert habe, gerade zu der entgegengesetzten Ansicht wie ich. Er behauptet nämlich[1]), „daß die durch die Pflanzen gesaugte Luft um so reicher an Kohlensäure ist, je schneller die Transpiration erfolgt". Nach meinen, auf zahlreichen Experimenten basierten Darlegungen ist diese Behauptung Böhms, die zudem mit den a priori zu erwartenden Verhältnissen in krassem Widerspruch steht, als widerlegt zu betrachten.

---

[1]) Böhm l. c. in Landw. Versuchs-Stationen, Bd. XXI, 1878, S. 388.

Biologische Bedeutung des durch den aufsteigenden Saftstrom bewirkten Kohlensäure-Transports.

Es sei mir noch gestattet, mit einigen Worten auf die nicht zu unterschätzende biologische Bedeutung des Zusammenhangs zwischen Transpiration und Beschaffenheit der Binnenluft in Pflanzen hinzuweisen. Da durch den aufsteigenden Saftstrom ein großer Teil der bei der Atmung produzierten Kohlensäure aus der Pflanze geschafft wird, so wird dadurch eine Anhäufung dieses Gases verhindert, das bei höherer Konzentration unbedingt die Lebensvorgänge schwer schädigen müßte.

Gegenüber der in demselben Sinne wirkenden diosmotischen Entfernung der Kohlensäure in transversaler Richtung ermöglicht der Transpirationsstrom 1. einen viel rascheren Transport auf weite Strecken hin, und zwar in toten trachealen Elementen; 2. eine weitere Verwertung der Atmungsprodukte im vegetabilischen Betriebsstoffwechsel. Denn die im Saftstrom gelöste Kohlensäure wird ja zu den assimilierenden Blattorganen geschafft, wo sie sofort als Material zur photosynthetischen Zucker- und Stärkebildung Verwendung findet.

Gleichzeitig dient sie aber auch zur Steigerung der Assimilationstätigkeit; denn diese ist nach Brown und Escombe[1]) unter günstigen Beleuchtungsbedingungen und innerhalb gewisser Grenzen der Kohlensäurepartiärpressung proportional; sie muß also bei erhöhtem Kohlensäuregehalt der Binnenluft grüner Blätter an Intensität stark zunehmen. Setzt man nämlich den Assimilationswert in gewöhnlicher Luft gleich 100, so beträgt er nach den Untersuchungen Kreuslers[2]) bei einer Kohlensäurekonzentration von 0,11% 185 und bei 0,56% schon 209.

Auf diese Weise wird durch den Transpirationsstrom eine Wechselwirkung zwischen Atmungs- und Assimilationsintensität hergestellt, indem eine gesteigerte vitale Oxydation eine energische Assimilation auslöst, und zwar selbstregulatorisch, da ja die Menge der vom Saftstrom in gelöster Form transportierten Kohlensäure, welche die Erhöhung der Chlorophyllfunktion bewirkt, proportional ihrem Partialdruck im Innern der Pflanze und somit abhängig von der augenblicklich herrschenden Respirationsintensität ist. Dank dieser Selbstregulation wird in der verstärkten photosynthetischen Produktion von Kohlenhydraten sehr rasch Ersatz für die im Atmungsprozeß zur Gewinnung von Betriebsenergie verbrauchten organischen Substanzen geschaffen.

---

[1]) Czapek, Biochemie der Pflanzen, Bd. I, 1905, S. 431.

[2]) Czapek l. c. S. 430.

So können wir denn auch meines Erachtens in der von Verschaffelt[1]) konstatierten Tatsache, daß bei Kohlensäuremangel die Transpiration der Pflanzen größer als unter normalen Verhältnissen ist, eine vorteilhafte Anpassung erblicken, die selbst in kohlensäurefreier Luft noch eine Assimilation ermöglicht auf Kosten der bei der Atmung produzierten und im Saftstrom zum Chlorophyllapparat geleiteten Kohlensäure.

Ursachen der ungleichen Schwankungen im Kohlensäure- und Sauerstoffgehalt, sowie in der Prozentsumme dieser beiden Gase.

Schon früher habe ich darauf hingewiesen, daß bei den einzelnen Gasportionen derselben Versuchsreihe die Schwankungen im Kohlensäuregehalt fast ausnahmslos geringer sind als im Sauerstoffgehalt, und daß dementsprechend die Prozentsumme von Kohlensäure und Sauerstoff stets kleiner als der Sauerstoffdruck der normalen Luft ist. Diese Tatsachen sind in letzter Linie auf die schon früher dargelegte auffallend große Verschiedenheit im Löslichkeitsgrade der betreffenden Gase in Wasser zurückzuführen.

Durch den Saftstrom wird eine bedeutende Menge der leichtlöslichen Kohlensäure und in geringeren Quantitäten auch Sauerstoff und Stickstoff zu den Blättern transportiert, während von unten her mit dem Transpirationswasser kaum Spuren von Sauerstoff zugeführt werden, da ja dieses im Bodenwasser gelöste Gas höchstwahrscheinlich vollständig im Lebensprozeß der noch im Wachstum begriffenen Wurzelzellen Verwendung gefunden hat und die dabei erzeugte Kohlensäure auf dem weiten Wege von den Wurzeln her größtenteils seitlich wegdiosmiert ist.

Abgesehen von der Transpiration wird die Variabilität in den Zahlenwerten für $CO_2 + O$ noch stark durch den diosmotischen Gasaustausch in transversaler Richtung beeinflußt. Die Intensität dieses Prozesses ist proportional den Differenzen zwischen den Partialdrucken entsprechender Gasbestandteile in der inneren und äußeren Atmosphäre. Diese Konzentrationsunterschiede werden beständig durch die Atmungstätigkeit vegetabilischer Gewebe erzeugt und sind natürlich um so größer, je kleiner das durchgesogene Gasquantum ist und je langsamer es sich durch die Pflanze bewegt. Hieraus ergibt sich, daß die Prozentsumme von Kohlensäure und Sauerstoff proportional dem pro Stunde austretenden Gasvolumen sein muß. Dasselbe gilt im allgemeinen auch für die Partialdrucke des Sauerstoffs, während für den Prozentgehalt an Kohlensäure die umgekehrte

---

[1]) Czapek l. c. S. 431.

Proportionalität besteht. Diese Tatsachen treten als allgemein gültige Erscheinungen in allen Tabellen zutage. Ich verweise hier besonders auf Tabelle VIII C; ferner auf VIII A; I B, III A und B, VI A und B, VII B, XIV A.

In manchen Tabellen wird hin und wieder der wahre Sachverhalt durch andere mitwirkende Faktoren verdeckt. Ausnahmen bei den ersten Gasportionen sind auf eine allmähliche Abschwächung der Transpirations- und Assimilationsenergie, die kontinuierliche Zunahme der Prozentsumme für Kohlensäure und Sauerstoff am Schluß langdauernder Versuchsreihen ist dagegen auf eine Verminderung der Atmungsintensität zurückzuführen.

Die Abnahme der Assimilationsenergie macht sich in einer Verminderung des Wertes für $CO_2 + O$ bemerkbar, da ja die gesteigerte Kohlensäurekonzentration die Intensität des diosmotischen Gasaustausches erhöht. Die Chlorophyllfunktion äußert somit den entgegengesetzten Effekt wie die Transpiration.

Durch die vorangehenden Ausführungen wird uns nun auch das Verständnis für das in der Tabelle auf S. 66 zusammengestellte Tatsachenmaterial erschlossen. Da bei diesen Versuchen die austretende Luft an Stelle des aufgesogenen Wassers abgeschieden wird, so muß natürlich mit der Herabsetzung der Wasseraufnahme die pro Stunde gewonnene Gasmenge allmählich abnehmen, was einerseits eine Verminderung des Prozentgehalts an Sauerstoff und Sauerstoff + Kohlensäure, andererseits eine Erhöhung des Kohlensäuredruckes zur Folge haben muß. Diese Forderung wird denn auch in der betreffenden Tabelle vollkommen realisiert.

Einfluß der Lebensvorgänge auf die Zusammensetzung der in Pflanzen eingeschlossenen Gase.

Neben den bisher erörterten physikalischen Vorgängen sind aber noch zwei vitale Prozesse, Assimilation und Respiration, als die hauptsächlichsten Ursachen zu erwähnen, die in der Binnenluft die Variation im Gehalt an Kohlensäure und Sauerstoff bedingen. Um einen Überblick über die relative Bedeutung eines jeden der beiden antagonistisch wirkenden Lebensvorgänge für die qualitative Veränderung der durchgesogenen Luft zu gewinnen, stellte ich eine Reihe von Parallelversuchen im Hellen und Dunklen an. Zwecks Sistierung der Assimilation wurden die möglichst gleichwertigen Zweige in die Dunkelkammer gebracht oder von einer recht weiten schwarzen Pappschachtel umhüllt, doch immer so, daß die Transpirationsgröße keine wesentlichen Änderungen erlitt. Die Resultate sind in folgender Tabelle zusammengestellt:

Versuche über den Einfluß der Belichtung.

Spezies	Hell: Dauer der Saugung in St.	Hell: Gas-vol. in ccm	Hell: Gas-vol. pro St. in ccm	Hell: CO_2 %	Hell: O %	Hell: CO_2 + O %	Dunkel: Dauer der Saugung in St.	Dunkel: Gas-vol. in ccm	Dunkel: Gas vol. pro St. in ccm	Dunkel: CO_2 %	Dunkel: O %	Dunkel: CO_2 + O %
Ia. Corylus	42	108,3	2,57	3,28	12,7	15,98	48	85,9	1,8	3,49	3,95	7,44
b.	24	63	2,6	0,8	15,05	15,85	25	81,6	3,2	3,03	12,5	15,53
IIa. Cotoneaster	24	100	4,1	1,01	19,31	20,3	72	187,6	2,6	2,6	15,8	18,4
b.	48	13,32	2,5	1,72	17,7	19,4	44	88,6	2	1,80	17	18,8
c.	44	62,2	1,4	0,8	19,23	20,03	24	137	5,7	1,2	18,18	19,38
III. Tilia	44	48,7	1,1	1,23	13,75	14,98	43	86,4	2	1,93	11,88	12,91
IVa. Prunus	45	220	4,5	2,36	16,12	18,48	21	54,2	2,58	3,13	12,9	16,03
b.	20	33,4	1,6	2,1	14,56	16,66	30	66	2,2	4,4	11,2	15,6
V. Alnus	96	99,2	1,03	2,21	14,61	16,82	96	100	1,05	3,5	11,8	15,3
VI. Cotoneaster	20	89	4,45	1,9	16,38	18,23	20	91	4,55	4,4	12,58	16,98

Differenzen zwischen belichteten und verdunkelten Zweigen im Prozentgehalt an CO_2, O und CO_2 + O.

Nr.	CO_2	O	CO_2 + O
Ia.	0,2	8,75	8,5
b.	2,2	2,55	0,3
IIa.	0,9	1,9	1
b.	0,7	2,3	1,5
c.	0,4	1,05	0,65

Nr.	CO_2	O	CO_2 + O
III.	0,7	1,87	2,07
IVa.	0,77	3,22	2,45
b.	2,3	3,36	1,06
V.	1,3	2,8	1,5
VI.	2,5	3,8	1,25

Aus all diesen Versuchen ergibt sich ausnahmslos die a priori zu erwartende Tatsache, daß im Dunklen das durchgesogene Gas bedeutend ärmer an Sauerstoff und reicher an Kohlensäure ist, obwohl hier das in der Zeiteinheit gewonnene Luftquantum immer gleich oder sogar größer als bei den belichteten Zweigen ist.

Ferner ist es allgemein zu konstatieren, daß die Prozentsumme von Kohlensäure und Sauerstoff für die assimilierenden Zweige größer ist als für die im Dunklen gehaltenen. Doch wird im Laufe der Zeit die Differenz immer geringer. Für diese Erscheinung sind folgende Ursachen denkbar: Infolge der im Dunklen allein herrschenden Atmungstätigkeit nimmt in der Binnenluft der Pflanzen die Kohlensäurekonzentration in viel höherem Maße zu, wodurch ein bedeutend lebhafterer Gasaustausch auf osmotischem Wege, sowie ein gesteigerter Kohlensäuretransport im aufsteigenden Saftstrom angeregt wird, was wiederum einen entsprechenden Gasverlust zur Folge hat. Wenn

aber nach einigen Tagen der Wassergehalt der Zweige und die Stärke des Transpirationsstromes abnimmt, so muß die zwischen belichteten und verdunkelten Pflanzen bestehende Differenz in dem Werte für $CO_2 + O$ geringer werden. Mit dieser rein physikalischen Erklärung, die auch mit der aus der Tabelle resultierenden Tatsache harmoniert, daß die Unterschiede in den Kohlensäurekonzentrationen im Hellen und Dunklen geringer sind als die in den Sauerstoffkonzentrationen, könnte man sich vollkommen begnügen, wenn man noch immer wie früher den ganzen Atmungsprozeß als eine einfache, vollständige Oxydation der Kohlenhydrate zu Kohlensäure und Wasser auffaßte.

Doch geht aus neueren Untersuchungen von Wortmann, Berthelot, André, Maquenne[1]) und Purjewicz[2]) eine gewisse Unabhängigkeit der Kohlensäureabgabe von der Sauerstoffaufnahme bei der physiologischen Verbrennung hervor. Aus vielerlei Gründen sieht man sich zu der Ansicht gezwungen, daß die Atmung aus einer Reihe von sukzessiven, partiellen Oxydationsprozessen besteht, bei denen sich zwischen den Sauerstoffkonsum und die Kohlensäureproduktion die Bildung von höheren, sodann auch niedrigen organischen Säuren einschiebt. Unter gewöhnlichen Umständen halten sich nach Purjewicz u. a. die Bildung und Zersetzung der organischen Säuren, die also intermediäre Produkte der Kohlenhydratoxydation darstellen, in den Pflanzen ungefähr das Gleichgewicht. Bei beginnender Verdunklung aber überwiegt der erste Prozeß. Ein Teil des aufgenommenen Sauerstoffs wird in den produzierten Säuren aufgespeichert, ohne daß ein entsprechendes Kohlensäurevolumen frei wird. Mithin muß der Respirationsquotient $\frac{CO_2}{O_2}$ kleiner als 1 werden. Bei andauernder Verdunklung nimmt aber allmählich der Säurezerfall überhand, und alsdann steigt der Atmungsquotient konstant im Laufe mehrerer Tage. So beträgt nach Purjewicz in einem Fall der Wert für $\frac{CO_2}{O_2}$ gleich nach der Verdunklung 0,44; nach zwei Tagen 0,70; nach weiteren drei Tagen 1,05.

Diese Tatsachen erklären ebenfalls in vollkommen befriedigender Weise, weshalb bei meinen Parallelversuchen bei den verdunkelten Zweigen im Vergleich zu den belichteten die Kohlensäureproduktion viel kleiner ist als der Sauerstoffkonsum, oder mit andern Worten, weshalb die zwischen assimilierenden und nicht assimilierenden Sprossen bestehenden Unterschiede in der Kohlensäurekonzentration

---

[1]) Wortmann, Berthelot, André, Maquenne zitiert nach Czapek l. c. Bd. II, S. 456/57 (1905).

[2]) Purjewicz, Bildung und Zersetzung der organischen Säuren bei den höheren Pflanzen. Bot. Centr. 1894, Bd. 57/58, S. 368..

geringer als in der Sauerstoffkonzentration sind. Da bei der unvollständigen Oxydation der Kohlenhydrate viel Sauerstoff zur Bildung organischer Säuren verbraucht wird, die im Dunklen größtenteils erst nach längerer Zeit weiter in Kohlensäure und Wasser gespalten werden, so muß auch die Prozentsumme von $CO_2 + O$ kleiner als bei den belichteten Zweigen sein.

So kommt man denn bei einem vergleichenden Studium der Versuchsresultate zu der Überzeugung, daß sowohl die physikalische als auch die physiologische Erklärung ihre Berechtigung hat. Die Entscheidung, welcher Faktor maßgebend ist, kann nur durch eine genaue Bestimmung der Acidität des Zellsaftes bei den im Hellen und Dunklen gehaltenen Zweigen herbeigeführt werden, was ich aber zur Zeit der Versuchsanstellung unterlassen habe, da ich erst später auf die zweite Erklärungsmöglichkeit aufmerksam wurde.

Auf weitere Einzeldarstellungen, die doch nur zu Wiederholungen des schon Gesagten führen würden, verzichtend, möchte ich bloß noch einige allgemeine Erscheinungen erörtern. Die schon früher erwähnte Tatsache, daß die erste Gasportion in ihrer Zusammensetzung von der atmosphärischen Luft oft weniger abweicht als die folgenden Portionen, kann meistens auf eine allmähliche Verminderung der Durchgangsgeschwindigkeit des Gases zurückgeführt werden. Doch gibt es auch zahlreiche Fälle, wo diese Erscheinung trotz der Zunahme des pro Stunde austretenden Gasvolumens auftritt. Beispiele hierfür bieten uns die Tabellen III B, 1/2, IV B, VIII A, 1/2, XIII, 3/4, XIV A, 4—6.

Als Ursache dieses abweichenden Verhaltens, das sich gerade bei beginnendem Wassermangel bemerkbar macht, ist der Abfall der assimilatorischen Leistung anzusprechen. Die Abhängigkeit der Chlorophyllfunktion vom Wassergehalt der Blätter tritt besonders auffallend zutage, wenn bei Parallelversuchen ein beblätterter Sproß an der Verdunstung verhindert wird. In diesem Falle hält die Kohlensäurezerlegung, durch die der entgegengesetzt wirkende Atmungsgaswechsel mehr oder minder kompensiert wird, viel länger an.

Aus allen Versuchen ergibt sich die schon von andern Autoren konstatierte Tatsache, daß die Atmung gegen schädliche äußere Einflüsse viel widerstandsfähiger ist, als die Assimilation. Die Respirationsintensität nimmt erst nach langer Zeit beim Austrocknen ab. Das durchgesogene Gas nähert sich dann in seiner chemischen Beschaffenheit immer mehr der normalen Luft, während gleichzeitig die Prozentsumme von Kohlensäure und Sauerstoff bis über 20 Prozent ansteigt. Dies tritt uns in den meisten längeren Versuchsreihen entgegen, z. B. in den Tabellen I B, III A und B, IV B, VI B, 1—8 und XIII.

Oft wird das allmähliche Ausklingen der Atmungsintensität durch

andere Vorgänge, die den entgegengesetzten Effekt äußern, z. B. Verminderung der Durchschnittsgeschwindigkeit der Luft, mehr oder weniger verdeckt. Doch vergleicht man zwei weiter auseinander liegende Versuche derselben Reihe miteinander, bei denen das in der Zeiteinheit austretende Gasquantum ungefähr gleich ist, so sieht man deutlich, daß die später gewonnene Gasportion größere Ähnlichkeit mit der atmosphärischen Luft aufweist.

Daß diese Erscheinung bei verschiedenen Versuchsreihen ungleich rasch auftritt, braucht uns bei einem Prozeß, der aus verschiedenen Variablen resultiert, nicht zu verwundern, um so weniger, als ja die Protoplasmatätigkeit durch die Sterilisation der Schnittfläche mit Sublimat oder Formalin in verschiedenem Maße ungünstig beeinflußt wird.

Versuche mit abgetöteten Pflanzen.

Zur Orientierung über die relative Bedeutung physikalischer und physiologischer Faktoren für die chemische Beschaffenheit der Binnenluft wurden Zweige in verschiedener Weise abgetötet und sodann einer vergleichenden Untersuchung unterworfen. Die wesentlichen empirischen Daten sind in den drei nächsten Tabellen zusammengefaßt.

A. Zweige durch Austrocknung getötet.

Name der Pflanze	Dauer d. Aussaugung	Gas-vol. in ccm	Gas-vol. pro St. in ccm	CO_2 %	O %	CO_2 + O %
1. Prunus ½ Jahr getrocknet	1 Tg.	87,8	3,66	0,23	20,25	20,48
2. Corylus ½ Jahr getrocknet	1 Tg.	145	6	0,1	19,95	20,05
	20 St.	116	5,8	0	20,53	20,53

In welcher Weise auch die Pflanzen abgetötet werden, durch Austrocknen, durch Hitze oder giftig wirkende Chemikalien, immer zeigt das durchgesogene Gas in seinen Partialdrucken nur sehr geringe Abweichungen von der atmosphärischen Luft im Gegensatz zu den vorher gewonnenen Gasportionen. Bei den völlig ausgetrockneten Zweigen, wo ja nicht bloß die Protoplasmatätigkeit, sondern auch der diosmotische Gasaustausch ganz sistiert ist, sind wohl die kleinen Abweichungen, die besonders in den ersten Gasportionen auftreten, auf die Mitwirkung der ursprünglich in den Pflanzen enthaltenen Luft zurückzuführen. Dieser Faktor kommt auch bei den andern Versuchen mehr oder minder in Betracht.

Bei den durch Hitze getöteten Sprossen führt, wie die Versuche B. 1—3 zeigen, schon bloßes Begießen mit siedendem Wasser oder

B. Zweige durch kochendes Wasser oder siedenden Wasserdampf getötet.

Name der Pflanze	Dauer d. Aussaugung	Gas-vol. in ccm	Gas-vol. pro St. in ccm	CO_2 %	O %	CO_2 + O %	
1. Tilia platyphyllos	25 St.	27,5	1,1	3,8	8,4	12,2	
	24 „	21,9	0,9	1,7	18,4	20,1	mit siedendem
	42 „	68	1,6	0,5	20,17	20,67	Wasser begossen
2. Quercus	30 „	48,3	1,61	6,64	4,3	10,94	
	22 „	100	4,5	3,07	13	16,07	Zweig mit siedendem
	20 „	81	4,05	0,6	19,5	20,1	Wasser begossen
3. Salix alba × fragilis	4½ „	24,5	5,4	2,2	9,6	11,8	
	16 „	61,6	3,85	2	16,4	18,4	1 Min. gebrüht
	24 „	112	4,7	0,2	19,8	20	
4. Salix alba × fragilis	21 „	144	6,8	3,6	14,6	18,2	
	15 „	150	10	1	19,8	20,8	5 Min. gebrüht
	18 „	178	10	0,7	20,2	20,9	
	1 „	45	45	0,3	20,5	20,8	
	3½ „	62,7	17,9	0,2	20,54	20,74	
5. Salix alba × fragilis	22½ „	79	3,5	5,05	11,74	16,79	
	45 „	48,3	1,08	0,9	19,54	20,44	¼ St. gebrüht
	20 „	30,4	1,5	0,4	20,58	20,98	
6. Corylus avellana	23 „	78,4	3,4	1,27	13,77	15,04	
	24 „	132	5,5	0,7	20,11	20,8	¼ St. gebrüht
	24 „	145	6	0,1	20,57	20,67	
	20 „	116	5,8	0,1	20,7	20,8	
7. Fagus silvatica	24 „	100	4,2	3,4	15,9	19,3	
	24 „	96,9	4,04	0,72	19,48	20,2	½ St. in siedendem
	22 „	84,7	3,85	0,7	19,97	20,67	Wasserdampf
	20 „	72	3,6	0,1	20,6	20,7	
8. Corylus avellana	43 „	67,3	1,6	1,26	12,61	13,87	
	44 „	115	2,6	0,6	20,5	21,1	½ St. gebrüht
9. Quercus sessiliflora	40 „	34,7	0,87	4,03	7,20	11,23	
	48 „	175	3,64	0,1	20,5	20,6	½ St. gebrüht

eine Minute anhaltendes Brühen, wodurch infolge der schlechten Wärmeleitung des Holzes nur in den oberflächlichen Schichten die lebenden Zellen abgetötet werden, sofort zu einer bedeutenden Erhöhung des Sauerstoffgehalts unter gleichzeitiger Erniedrigung des Kohlensäuredruckes.

In den folgenden Portionen steigt beständig der Partialdruck des Sauerstoffs, um bei den durch längeres Brühen getöteten Pflanzen bald den der normalen atmosphärischen Luft zukommenden Wert zu erreichen, während der Gehalt an Kohlensäure allmählich abnimmt.

Bei den durch giftige Lösungen abgetöteten Zweigen ist die auf-

C. Zweige durch giftige Lösungen abgetötet.

Name der Pflanze	Dauer d. Aussaugung	Gas-vol. in ccm	Gas-vol. pro St. in ccm	CO_2 %	O %	CO_2 + O %	
1. Salix viridis	6 Tg.	61,5	0,42	0,4	17,56	17,96	Zweig stand 4 Tage lang in einer 5% Cyankaliumlösung
	8 „	78,4	0,4	0,2	20,4	20,6	
2. Salix alba × fragilis	3 „	71	1	0,4	18,0	18,4	Zweig hat 6 ccm einer 2% Formalinlösung aufgesogen
	43 St.	73,7	1,7	0,2	19,03	20,03	
	50 „	78,6	1,57	0,1	20,4	20,5	
3. Salix	4 Tg.	75,8	0,8	0	20,7	20,7	Zweig stand einen Monat in 20% Formalinlösung
4. Fagus silvatica	90 St.	40,7	0,44	2,2	18,2	20,4	Zweig nimmt in 3 Tagen 98 ccm einer 10% Kupfersulfatlösung auf

fallende Tatsache zu konstatieren, daß in der ersten, nach mehreren Tagen gewonnenen Gasportion der Sauerstoffgehalt bedeutend geringer ist als in der atmosphärischen Luft, nämlich nur ungefähr 18 Prozent beträgt, während der Kohlensäuregehalt mit Ausnahme des vierten Versuchs sehr gering ist. Dies hat seinen Grund darin, daß die schädlichen Flüssigkeiten mit den lebenden Zellen der komplizierter gebauten Pflanzen nur sukzessiv in Berührung kommen, zumal sie zum Teil, wie Cyankalium, Sublimat, Formalin, das Eiweiß fällen und so eine nur schwer permeable Gerinnungsschicht bilden. Dazu kommt noch die Tatsache, daß auch die stärksten Gifte in sehr geringen Konzentrationen die Atmungsintensität vorübergehend erhöhen. Aus diesen Gründen wird auch noch nach mehreren Tagen Sauerstoff für den Atmungsprozeß entfernter Zellen verbraucht, während die produzierte Kohlensäure bei der langen Versuchsdauer und der fortbestehenden Wasseraufnahme diosmotisch nach außen passiert. Letzteres ist aber nicht oder doch nur in sehr beschränktem Maße bei dem vierten Versuche möglich, wo die von Fagus in drei Tagen aufgesogenen 98 ccm einer 10prozentigen Kupfersulfatlösung infolge ihrer wasserentziehenden Wirkung das vegetabilische Gewebe rasch austrocknen mußten. Daher enthält die durchgesogene Luft bei Fagus fast ebensoviel Kohlensäure, als Sauerstoff verbraucht worden ist.

Aus allen Abtötungsversuchen ergibt sich aber übereinstimmend die Tatsache, daß in der durchgesogenen Luft die Prozentsumme von Kohlensäure und Sauerstoff mit fortschreitendem Absterbeprozeß sehr rasch zunimmt und nach dem völligen Erlöschen der Protoplasmafunktion den gleichen Wert erreicht wie in der normalen Luft.

Gasanalytische Untersuchungen an Freilandpflanzen.

Die hierbei angewendete Methodik wurde schon auf S. 33 beschrieben. Ein Teil der Versuchsergebnisse ist in folgender Tabelle zusammengestellt:

	Saugung in cm Hg	Dauer der Aussaugung St.	Gas-vol. in ccm	Gas-vol. pro St.	CO_2 %	O %	CO_2 + O %
Salix	20—6	45	55	1,22	0,6	17,21	17,81
18.—22. X.	25—6	26	59	2,27	1,02	17,69	18,71
	40—10	21	83	3,9	0,84	18,55	19,39
Robinia pseud-	50—30	43	75	1,74	2,76	20,06	22,82
acacia	70—40	22	62,6	2,85	2,23	20,8	23,03
27. IX.—4. X.	40—30	66	46	0,7	3,05	15,28	18,33
	60—50	41	41	1	2,1	16,25	18,42
Ulmus	60—30	70	57,4	0,82	0,4	18,38	18,78
5.—17. X.	60—35	85	86,1	1	0,3	19,9	20,02
	60—30	48	35	0,73	0,5	17,57	18,07
Zweig entrindet	65—40	90	95,4	1,06	0,36	18,24	18,6
		in Tagen					
Ulmus (alter Baum)		3	79,5	1,1	2	17,6	19,6
23. X.—15. XI.		4	81,9	0,85	2,1	16,3	18,4
Der apparattragende Stengel		5	50	0,41	4,4	14,8	19,2
entrindet und mit Gelatine gedichtet.		10	68	0,28	5,93	12,09	18,02
Ulmus (alter Baum) 14. X.—18. XI.		4	86,6	0,9	2,2	15,2	17,4
Zweig entrindet.		10	80	0,33	3,47	9,5	12,97
Der entrindete Stengelteil mit Gelatine verklebt.		20	66,4	0,14	8,68	2,79	11,47

Die analytischen Befunde an Freilandpflanzen stimmen im großen ganzen mit denen an abgeschnittenen beblätterten Sprossen überein. Nur fallen hier die durch das Austrocknen abgeschnittener Zweige bedingten Veränderungen weg. Das durch Freilandpflanzen gesogene Gasgemisch zeigt ebenfalls in seinem Gehalt an Kohlensäure und Sauerstoff, sowie in der Prozentsumme dieser beiden Gase, die Abhängigkeit von der Quantität der in der Zeiteinheit austretenden Luft und von der Ausgiebigkeit des diosmotischen Gasaustausches, durch den ja ein großer Teil der produzierten Kohlensäure nach außen befördert wird.

Daß das relative Verhältnis von Sauerstoff und Kohlensäure bei Salix, Robinia und Ulmus so verschieden ist, wird durch die Versuchsanordnung erklärt. Bei dem Robiniastrauch war der Apparat in der Krone, also in unmittelbarer Nähe assimilierender Organe, angebracht,

wodurch der Sauerstoffreichtum der ausgesogenen Luft und der hohe Wert für $CO_2 + O$ erklärlich wird. Bei Salix und beim ersten Versuch mit Ulmus befand sich der Apparat an einem langen unbeblätterten Seitenzweige; bei den letzten Versuchen mit Ulmus gingen die benutzten Seitenäste von einem alten Stamme aus, der in der Höhe der Abgliederungsstelle einen Umfang von 2,5 m hatte. Bei einigen Versuchen wurde sogar der Zweig bis zu seiner Ansatzstelle entrindet und mit Gelatine bestrichen, um ein Eindringen von Luft durch die Lentizellen zu verhindern. Ganz gewiß übt auch die Jahreszeit einen Einfluß auf die Zusammensetzung der Binnenluft aus. Nun wurden aber die Untersuchungen an Robinia im September, wo das Laub noch frisch war, angestellt, an Ulmus I und Salix dagegen im Oktober, bei Beginn des Welkens. Die späteren Versuche mit Ulmus fanden sogar erst Ende Oktober und Anfang November, also nach Schluß der Vegetationsperiode, statt. Dieser Umstand und die schon vorher erwähnten Versuchsbedingungen, sowie der äußerst langsame Gasaustritt erklären den auffallend niedrigen Sauerstoff- und hohen Kohlensäuregehalt.

Zu beachten ist noch die aus den Tabellen resultierende Tatsache, daß auch bei der durch Freilandpflanzen gesogenen Luft die Prozentsumme aus den beiden im vegetabilischen Betriebsstoffwechsel Verwendung findenden Gasen stets geringer ist als in atmosphärischer Luft. Eine Ausnahme hiervon bildet nur Robinia aus dem vorhin erwähnten Grunde. Wie es von vornherein zu erwarten war, wird der Wert für $CO_2 + O$ um so kleiner, je länger die Luft in der Pflanze eingeschlossen und je weiter sie im Stamm von der Laubkrone entfernt ist.

Veränderung der durch die Lentizellen eindringenden Luft.

Bei Parallelversuchen mit Zweigen derselben Spezies, bei denen zwar die Blattkrone ungefähr gleich groß, die unbeblätterten Stengelteile aber verschieden lang sind, fiel mir auf, daß das unter sonst gleichen Umständen aus dem längeren Sproß austretende Gas in seiner Zusammensetzung stärkere Abweichungen zeigte. So ist z. B. in Tabelle V A und B 1 am Schluß der Arbeit das aus dem langen Coryluszweig (V A) gewonnene Gas immer mehr verändert als bei dem kurzen Vergleichszweige, obwohl das pro Stunde austretende Luftvolumen, sowie die aufgenommene Wasserquantität bei A größer als bei B sind. Den Grund hierfür kann man in dem weiteren Wege erblicken, den das durch die Spaltöffnungen eintretende Gas bis zu seinem Austritt aus der Querschnittsfläche zurücklegen muß. In Anbetracht der Tatsache, daß infolge der großen Zahl eingeschalteter Membranen die

Saugungsintensität mit der Entfernung vom Querschnitt stark abnimmt, liegt aber die Möglichkeit nahe, daß für den Lufteintritt in den langen Zweig vor allem die nahe dem Querschnitt gelegenen Lentizellen in Betracht kommen, und daß hauptsächlich dadurch der Unterschied in der chemischen Beschaffenheit des austretenden Gasgemisches bedingt wird.

Zur Beantwortung dieser Frage wurden die schon im physikalischen Teil (S. 32 ff.) beschriebenen Parallelversuche angestellt. Aus den Analysen ersieht man, daß das Gas, das nur durch die Lentizellen eindringen kann, reicher an Kohlensäure und ärmer an Sauerstoff ist, als die durch die Spaltöffnungen eingesogene Luft [siehe Tabelle I A und B Fagus und II Corylus]. Im zweiten Falle (bei Corylus) sinkt trotz der Zunahme des pro Stunde austretenden Gasvolumens beim Eintauchen der Blattkrone in Wasser der Gehalt an Sauerstoff sehr erheblich, während der Kohlensäuregehalt steigt, wenn auch nur in sehr geringem Maße, da ja ein großer Teil dieses Gases bei seinem hohen Partialdruck auf diosmotischem Wege aus der Pflanze entfernt wird.

Da bei den vorliegenden Untersuchungen die Blätter schon nach dem ersten, unter gleichen Bedingungen ausgeführten Versuch welk oder ganz vertrocknet sind, so ist an eine Mitwirkung der Assimilation nicht zu denken; folglich ist die Ursache der abweichenden Zusammensetzung darin zu erblicken, daß die durch die Lentizellen einströmende Luft bei ihrem Durchgang durch die das Holz in radialer Richtung durchsetzenden Markstrahlinterzellularen mehr verändert wird, was ja leicht verständlich wird, wenn man bedenkt, daß diese Interzellularen zwischen langen Reihen von protoplasmareichen, lebenden Zellen entlang führen, in denen die durchgesogene Luft für den intensiven Atmungsprozeß Verwendung findet.

Versuche mit Pflanzen in einem abgeschlossenen Raum.

Um zu untersuchen, wie sich die durch Zweige gesogene Luft im Vergleich zu der durch die Lebenstätigkeit der betreffenden Pflanzen veränderten Luft eines abgeschlossenen Raumes verhält, wurden Zweige luftdicht in einen Glasbehälter von 12 Liter Voluminhalt eingeführt, und zwar mittels eines dreifach durchbohrten Gummistopfens, in dessen anderen Öffnungen sich die Enden eines Quecksilbermanometers und eines verschließbaren **U**-förmigen Glasrohrs befanden, das zum Absaugen von Gasproben diente. Der Stengelteil außerhalb des Glaszylinders war entrindet und mit Gelatine verkittet.

Wie die umstehenden Tabellen von Rhus typhina zeigen, wird die Luft im Glasbehälter beständig reicher an Kohlensäure und ärmer an Sauerstoff, d. h. der Atmungswechsel ist in diesem Falle intensiver

		Veränderung										
		1. der Luft im Glasbehälter				2. der durch Pflanzen gesogenen Luft						
		Zeit in St.	CO_2 %	O %	CO_2 + O %	Saugung cm Hg	Dauer in St	Gas-vol. in ccm	Gas-vol pro St.	CO_2 %	O %	CO_2 + O %
Rhus	1	50	3,8	16,6	20,4							
typhina I	2	18	4,6	15,7	20,3							
25 X. bis	3	48	6,8	13,4	20,2							
4. XI.	4	24	8,0	12	20	30-15	144	36	0,25	4,79	4,0	8,79
	5	6	7,5	12,5	20							
	6	24	8,4	11,4	19,8							
	7	65	11,1	8,8	19,9	50-20	96	64	0,66	3,85	11,07	14,92
	8	6	10,8	9,1	19,9							
Rhus	1	25	3,2	17,1	20,3							
typhina II	2	44	3,6	16,6	20,2	50-15	68	43,5	0,64	3,45	10,34	13,79
4.—7. XI.												

als die Kohlensäurezersetzung, was dadurch erklärt wird, daß zur Versuchszeit, Ende Oktober und Anfang November, die Assimilationsenergie äußerst gering ist, und daß ferner die Beleuchtungsverhältnisse sehr ungünstig sind. Da der Apparat ungefähr 1 m vom Fenster entfernt stand, so erhielt die Pflanze nur 1/5 desjenigen diffusen Lichts zugestrahlt, das ein völlig freier Standort gewährt[1]). Dazu kommt noch, daß die Rezipientenluft immer ärmer an Sauerstoff wird. Nun nimmt aber nach Friedel[2]) die Assimilationsintensität mit sinkender Partiärpressung des Sauerstoffs gesetzmäßig ab.

Bei Rhus I. 5 und 8 ist die Luft im Glasbehälter abends zwischen 5 und 6 Uhr reicher an Sauerstoff und ärmer an Kohlensäure als mittags zwischen 11 und 12 Uhr. Die Assimilationstätigkeit tritt also noch nach 10 Tagen in die Erscheinung, während sie hingegen bei den andern Zweigen mit ungehinderter Transpiration schon nach ganz kurzer Zeit erlosch. Dies ist mithin wieder ein Beweis für die Abhängigkeit der Chlorophyllfunktion vom Wassergehalt der Pflanzen.

Die Erscheinung, daß bei Rhus I. 8 die durch Assimilation bewirkte Differenz in der Zusammensetzung gegenüber der mittags entnommenen Gasprobe trotz gleicher Dauer der Einwirkung geringer ist als bei Rhus I. 5 (0,3 gegen 0,5%), ist auf die Abnahme des Sauerstoffs zurückzuführen, dessen Partialdruck bei der 7. Analyse 8,8%, bei der 4. dagegen noch 12% des Gesamtdrucks beträgt. Auch mußte die beständig zunehmende Anhäufung des Assimilationsproduktes bei der geringen Lichtintensität allmählich schädigend wirken.

---

[1]) Detlefsen, Arb. d. Bot. Inst. in Würzburg 1884, Bd. 3 S. 88.
[2]) Vgl. Czapek, I, S. 432.

Die Abweichungen in der Prozentsumme von Kohlensäure und Sauerstoff, die bei der Rezipientenluft freilich nur äußerst gering sind, haben ihre Ursache in dem Überwiegen des Atmungsprozesses, bei dem ja bekanntlich das entwickelte Kohlensäurevolumen etwas geringer ist, als die Quantität des aufgenommenen Sauerstoffs[1]). Mit der allmählichen Verminderung des assimilatorischen Gasaustausches, der den entgegengesetzten Effekt äußert, müssen die Abweichungen gegenüber der normalen Luft deutlicher werden, wie es ja auch die vorliegenden Tabellen zeigen.

Vergleicht man die durch die Pflanze gesogene Luft mit derjenigen im Glasbehälter, so sieht man, daß erstere ärmer sowohl an Kohlensäure als an Sauerstoff ist; mithin ist auch die Prozentsumme dieser beiden Gase bedeutend kleiner. Sie beträgt im 1. Versuch bei der Rezipientenluft 20, bei dem durchgesogenen Gasgemisch nur 8,79. Folglich ist auch hier ein bedeutender Gasverlust mit dem Durchgang durch die Pflanze verbunden.

Bei der zweiten, erst nach 10 Tagen gewonnenen Gasportion hat der Kohlensäuregehalt noch weiterhin abgenommen, während er in derselben Zeit im Rezipienten infolge der Lebenstätigkeit der Pflanze von 8% auf 11,1% gestiegen ist. Die auffallend große Differenz in der Kohlensäurekonzentration, die zwischen dem durchgesogenen und im Glasbehälter enthaltenen Gasgemisch 11,1 — 3,85 = 7,25 beträgt, offenbart uns, daß die in die Blätter eintretende Kohlensäure gleich an Ort und Stelle verbraucht wird und selbst bei hoher Saugkraft nur in sehr geringem Maße in das Innere der Pflanze eindringt.

Da die zweite Analyse des aus dem Zweige austretenden Gasgemisches eine Verminderung des Kohlensäuredruckes und gleichzeitig eine Erhöhung der Sauerstoffspannung angibt, so muß in der Zwischenzeit die Respirationsintensität gesunken sein. Als Ursache hierfür kommt nur die Anhäufung der Kohlensäure in der Rezipientenluft in Betracht, da ja die Atmung in weiten Grenzen vom Sauerstoffdruck unabhängig ist. Hieraus erkennt man, daß eine Kohlensäurekonzentration von 8—11% bereits eine stark retardierende Wirkung auf den Atmungsprozeß ausübt, selbst dann, wenn kein Sauerstoffmangel vorliegt, woraus wiederum die hohe physiologische Bedeutung der Entfernung der Atmungsprodukte durch den Transpirationsstrom und diosmotischen Gasaustausch hervorgeht.

Mit der partiellen Hemmung der vitalen Oxydation geht eine deutliche Verminderung des Gasverlustes Hand in Hand; denn die Prozentsumme von Kohlensäure und Sauerstoff steigt vom 6. bis 10. Versuchstage von 8,79 auf 14,92.

---

[1]) Vgl. Czapek l. c. Bd. II, S. 381/82.

Das zweite Experiment mit Rhus typhina führte zu ganz denselben Resultaten.

Bei diesen Versuchen fiel mir noch auf, daß die Zweige beständig Wasser absorbieren, trotzdem sie sich in dunstgesättigter Atmosphäre befinden. Nun können sie ja auch unter diesen Verhältnissen Wasser abgeben, nämlich dann, wenn sie infolge ihrer Atmungsfähigkeit höher temperiert sind als ihre Umgebung. Doch ist der dadurch bewirkte Wasserverlust zu gering. Mithin muß der größte Teil des aufgesogenen Wassers für die vitalen Vorgänge Verwendung gefunden haben, und zwar wohl vor allem bei der Kohlenhydratsynthese.

Indirekte Mitwirkung der lebenden Zellen beim Wasseraufstieg der Pflanzen.

In den vorliegenden gasanalytischen Untersuchungen habe ich mich vor allem bemüht, die für die Veränderung der Binnenluft maßgebenden Faktoren in ihrer Wirkung zu präzisieren, da uns ohne ihre genaue Kenntnis völlig das Kausalverständnis für die überaus variable Zusammensetzung der aus lebenden Pflanzen gesogenen Luft abgeht und so eine richtige Interpretation der gasanalytischen Befunde unmöglich wird. Zum Schluß möchte ich noch auf einen Punkt, der von höherem physiologischen Interesse ist, kurz eingehen.

Ich habe in mehreren Hundert Analysen übereinstimmend gefunden, daß bei lebenden Pflanzen, sowohl bei abgeschnittenen Zweigen als auch bei Freilandgewächsen, die Prozentsumme für Kohlensäure und Sauerstoff stets kleiner ist als der Sauerstoffgehalt der atmosphärischen Luft. Eine Ausnahme bildet nur ein Versuch an einem Robiniastrauch, wo der Apparat direkt innerhalb der Blattkrone angebracht war. Da nun der atmosphärische Stickstoff in dem vegetabilischen Stoffwechsel keine Verwendung findet, so ist also der Luftdurchgang durch Pflanzen mit einem Gasverlust verknüpft, der — wie die Tabellen zeigen — in demselben Maße geringer wird, wie die Lebensvorgänge an Intensität abnehmen und somit bei völlig abgestorbenen Pflanzen den Wert Null erreicht.

Der Gasverlust in vegetabilischen Organismen ist folglich eine Funktion des lebenden Protoplasmas und wird reguliert durch ein harmonisches Zusammenwirken der Atmungstätigkeit und der Entfernung der Kohlensäure in gelöster Form, sei es im aufsteigenden Saftstrome, sei es durch Diosmose in transversaler Richtung. Im Respirationsprozeß wird durch beständige Erhöhung der Kohlensäurepartiärpressung die für einen regen diosmotischen Gasaustausch erforderliche Potentialdifferenz geschaffen, während durch den Kohlensäuretransport aus der Pflanze die für eine energische Atmung schädliche Anhäufung der Endprodukte des Betriebsstoffwechsels verhindert

und gleichzeitig, wenn auch in viel geringerem Maße, die diosmotische Zufuhr von Sauerstoff zur Fortführung der vitalen Oxydation bedingt wird.

Würde nun infolge ungünstiger Verhältnisse die Atmung sistiert, so müßte bald ein osmotischer Gleichgewichtszustand in der Pflanze auftreten. Daher ist es bei der starken Herabsetzung der Sauerstoffspannung in der Binnenluft von hoher Bedeutung, daß die Atmungstätigkeit eine in weiten Grenzen sich bewegende Unabhängigkeit von der Sauerstoffkonzentration offenbart. Obwohl die Pflanzen einer Sauerstofftension von 20% des Atmosphärendruckes angepaßt sind, wird doch die Kohlensäureausscheidung erst vermindert, wenn der Partialdruck des Sauerstoffs auf 1/5 seines normalen Wertes herabsinkt, also bei 4%. Infolge dieser außerordentlichen Anpassungsfähigkeit der Pflanzen wird auch unter recht ungünstigen Bedingungen die Triebkraft für eine ausgiebige diosmotische Entfernung der Kohlensäure erhalten und somit auch für die Erzeugung eines beträchtlichen Unterdrucks in der Gefäßluft.

Dieser wurde von v. Höhnel[1]) auf die durch Transpiration bewirkte Wasserentziehung als alleinige Ursache zurückgeführt. Aber schon Pfeffer[2]) schrieb: „Doch muß dahingestellt bleiben, ob, wie v. Höhnel will, der tägliche Wasserwechsel nur in dieser einfachen Weise wirkt, oder ob in Verbindung mit diesem Wechsel und mit der Transpiration noch andere Umstände die Erhaltung einer Luftverdünnung in den Gefäßen unterstützen.“ Später hat „Noll[3]) darauf aufmerksam gemacht, daß Gase, die in das Gefäßsystem injiziert werden, Veränderungen erfahren; und Devaux[3]) hat einen negativen Druck in der Gefäßluft bei Ausschluß der Transpiration beobachtet, den er auf die Entziehung von Sauerstoff aus den Gefäßen durch Atmung der lebenden Zellen zurückführt“.

Ich habe nun durch die vorangehenden umfangreichen experimentellen Untersuchungen und theoretischen Deduktionen gezeigt, daß Devaux' Annahme wirklich den Tatsachen entspricht, und habe ferner an Hunderten von Beispielen dargelegt, wie in den lebenden vegetabilischen Geweben infolge der auf Selbstregulation beruhenden, innigen Wechselwirkung zwischen vitalen und rein physikalischen Vorgängen ein Gasverlust und somit eine Verdünnung der Gefäß- und Interzellularluft zustande kommt. Da nun die negativ gespannten Luftblasen in den trachealen Leitungsbahnen eine Saugwirkung ausüben müssen, so ist hierdurch eine indirekte Mitwirkung der lebenden Zellen beim Wasseraufstig in Pflanzen als eine ganz allgemein verbreitete Erscheinung bewiesen.

---

[1]) v. Höhnel l. c. in Jahrb. f. wiss. Bot. 1879, Bd. 12.

[2]) Pfeffer, Pflanzenphysiologie I, 1897, S. 185.

[3]) Noll und Devaux zitiert nach Jost l. c. 1913, S. 99.

Tabellen.

Versuche mit Fagus silvatica.

Tabelle I A.

	Saugkraft in cm Hg	Dauer der Aussaugung in St.	Gas-Vol. in ccm		Prozentgehalt an		
			t-St.	1 St.	CO_2 %	O %	CO_2 + O %
1	30	24	72	3	3,61	10,14	13,75
2	30	24	49,4	2,06	3,64	8,3	12*
3	40	42	62,5	1,5	3,70	9,82	13,5
4	50—40	44	46,4	1,05	3,45	9,48	13
5	50	70	67,2	0,96	4,02	12,20	16,2

* Blattkrone im Wasser getaucht.

Tabelle I B.

	Saugkraft in cm Hg	Dauer der Aussaugung in St.	t-St.	1 St.	CO_2 %	O %	CO_2 + O %
1	30	24	40,7	1,7	3,93	4,66	8,59
2	30	24	67	2,8	3,72	9,98	13,70
3	30	23	78,6	3,4	3,18	13,5	16,68
4	30	22	75	3,4	1,86	15,35	17,21
5	30	23	97,6	4,24	1,64	17,3	18,94
6	30	19	102	5,37	1,6	18,4	20,0
7	20	23	198,2	6,0	1,0	18,6	19,6

Versuche mit Corylus avellana.

Tabelle II.

	Saugkraft in cm Hg	Dauer der Aussaugung in St.	Gas-Vol. in ccm		Prozentgehalt an		
			t-St.	1 St.	CO_2 %	O %	CO_2 + O %
1	30—10	39	189	4,8	4,1	9,9	14,0
2	30—15	24	146	6,08	4,2	7,5	11,7*
3	30	19	92,5	4,8	2,17	7,7	9,87
4	30	23	100	4,3	2,4	7,6	10
5	30	23	81,4	3,5	2,46	7,37	9,8
6	35—30	29	87	3,0	3,1	6,9	10
7	50—20	40	130	3,25	4,4	8,06	12,46†

* Blattkrone in Wasser getaucht.

† Blattkrone entfernt.

Versuche mit Sorbus.

Tabelle III A.

	Saugkraft in cm Hg	Dauer der Aussaugung in St.	Gas-Vol. in ccm		Prozentgehalt an		
			t-St.	1 St.	CO_2 %	O %	$CO^2 + O$ %
1	15—10	18	74,5	4,1	2,55	14,76	17,31
2	30—18	14	103	7,3	3,6	14,1	17,7
3	30	5	45	9	3,22	14,66	17,88
4	30—14	15	84	5,6	3,33	14,76	18,09
5	30—20	8½	59,5	7,0	2,0	15,46	17,46
6	30—15	21	45,5	2,2	2,2	14,72	16,92
7	30—25	20	60	3	1,66	17,33	18,99
8	30	21	52,8	2,5	1,7	17,42	19,12
9	30—18	22	43,2	2	1,62	17,6	19,22

Tabelle III B.

	Saugkraft in cm Hg	Dauer der Aussaugung in St.	t-St.	1 St.	CO_2 %	O %	$CO_2 + O$ %
1	15—10	18	68	3,5	2,2	14,7	16,9
2	15—9	15	57,6	3,8	2,3	12,54	14,84
3	15—10	22	89	4,0	2,01	13,36	15,37
4	30—20	8	85,2	10,6	1,76	16,66	18,42
5	30	21	67,3	3,2	1,33	16,34	17,67
6	30—24	16	65,5	4,1	1,22	16,49	17,71
7	30	21	80	3,8	1,5	16,25	17,75
8	35—18	20	86,5	4,3	1,15	16,64	17,79

Parallelversuche mit Corylus avellana.

Tabelle IV A.

	Saugkraft in cm Hg	Dauer der Aussaugung in St.	Gas-Vol. in ccm		Prozentgehalt an		
			t-St.	1 St.	CO_2 %	O %	$CO_2 + O$ %
1	30	9½	9	0,9			
2	40—30	32	52	1,6	3,42	3,80	7,22
3	50—30	16	87	5,4	7,12	6,09	13,21
4	50	4	50	12,5	4,1	9,80	13,9
5	50—20	16	93,5	5,8	4,7	9,73	14,43
6	50—38	5	60	12	3,18	11,57	14,75
7	40—21	14	84	6,0	3,44	10,45	13,89
8	70—65	1¼	25	20			
9	70—65	4½	49,2	11	3,45	12,4	15,85
10	40—20	20	87	4,35	3,68	10,0	13,68

Tabelle IV B.

	Saugkraft in cm Hg	Dauer der Aussaugung in St.	Gas-Vol. in ccm		Prozentgehalt an		
			t-St.	1 St.	CO_2 %	O %	CO_2 + O %
1	50	20	64	3,2	6,56	8,90	15,46
2	50—40	5	31,4	6,3	4,14	4,77	8,91
3	50—32	15	70	4,66	5,67	6,66	12,3
4	70	4½	43	9,55	3,97	10,0	18,97
5	40—20	20	88,7	4,43	3,15	10,58	13,73
6	40—15	22	68,1	3,1	5,44	6,62	12,0
7	70	5½	49	9	8,6	6,69	15,3

Versuche mit Corylus avellana.

Tabelle V A.

	Saugkraft in cm Hg	Dauer der Aussaugung in Std.	Gas-Vol. in ccm		H_2O-Vol. in ccm		Prozentgehalt an		
			t-St.	1 St.	t-St.	1 St.	CO_2 %	O %	CO_2 + O %
1	20—30	18½	24	1,3	106	5,73	siehe 4		
2	30—31	8½	13,2	1,55	42	5	siehe 4		
3	31	20	36	1,8	83	4,15	siehe 4		
4	30—10	18	110	6,1	26	1,44	5,6	6,5	12,1

Tabelle V B.

	Saugkraft in cm Hg	Dauer der Aussaugung in Std.	Gas-Vol. t-St.	Gas-Vol. 1 St.	H_2O-Vol. t-St.	H_2O-Vol. 1 St.	CO_2 %	O %	CO_2 + O %
1		18½	10,6	0,57	85,6	4,63	siehe 4		
2		8½	9	1,06	37	4,35	siehe 4		
3		20	31	1,55	80	4	siehe 4		
4	30—16	22	95,7	4,35	27	1,32	4,4	7,42	11,82

Versuche mit Corylus avellana.

Tabelle VI A.

	Saugkraft in cm Hg	Dauer der Aus-saugung in St.	Gas-Vol. in		H_2O-Vol. in		Prozentgehalt an		
			t-St.	1 St.	t-St.	1 St.	CO_2 %	O %	CO_2 + O %
1	20—34	26	64	2,46	106	4,0	4,53	4,7	9,23
2	30	24	79,5	3,3	14,5	0,6	4,27	5,3	9,57
3	30—10	14	105	7,5	1,4	0,1	3,7	5,9	9,6
4	40	5	78	15,6	0,4	0,1	3,07	9,2	12,27
5	30—17	15	99	6,6	1,5	0,1	3,0	9,5	12,5
6	40—30	4	55	13,7			2,37	11,7	14,07
7	40	4	48	12			2,73	12,4	15,13
8	30—20	16	81,6	5,1			2,7	10,8	13,5
9	24—10	45	103	2,3			2,9	10,9	13,8
10	45—35	5	71	14,2			2,25	15,5	17,75

In 158 St. 784,1 ccm Gas

Tabelle VI B.

	Saugkraft in cm Hg	Dauer der Aus-saugung in St.	Gas-Vol. t-St.	Gas-Vol. 1 St.	H_2O-Vol. t-St.	H_2O-Vol. 1 St.	CO_2 %	O %	CO_2 + O %
1	20–30	26	90	3,5	75	9,9	3,77	10,89	14,66
2	30	24	60	2,5	7	1,3	2,5	10,16	12,66
3	30—15	15	90	6,0	1	0,06	1,7	16,1	17,8
4	40—20	5	97,7	19,5			1,99	16,88	18,87
5	30—10	15	106	7,06			1,8	16,6	18,4
6	40—20	3½	88,6	25,3			0,8	18,2	19,0
7	40—30	1¼	71	56,8			0,84	18,5	19,34
8	40—26	1¾	75,4	43			0,8	18,9	19,7
9	30–10	15	108	7,2			1,8	17,0	18,8
10	12— 9	46	62	1,35			1,6	14,68	16,28
11	50—35	4½	94	21			0,85	18,97	19,82

Versuche mit Salix.

Tabelle VII A.

	Saugkraft in cm Hg	Dauer der Aussaugung in St.	Gas-Vol. in ccm		Prozentgehalt an		
			t-St.	1 St.	CO_2 %	O %	$CO_2 + O$ %
1	20—17	15	85,4	5,7	1,64	13,11	14,75
2	20— 9	5	73,5	14,7	1,5	14,01	15,51
3	30— 7	17	180,6	10,6	2,9	15,3	18,2
4	30—10	5	198	39,6	2,6	16,2	18,8
5	30— 6	14	154	11	2,2	15,3	17,5
6	30—20	1½	108	72	1,1	17,3	18,4
7	30—20	1½	108,6	72	1,2	17,3	18,5
8	30—14	3	94,5	31,5	2,43	16,08	18,51
9	30— 8	13	145	11,1	2,6	14,8	17,4
10	30—20	1¾	90,6	51,77	1,43	17,0	18,43
11	50—20	2	146	73	1,2	18,3	19,5
12	50—45	½	56,6	113,2	0,9	18,87	19,77
13	60—40	1	106	106	1,2	18,2	19,4
14	30—14	14	108	7,7	2,6	12,87	15,47
15	70—65	1	37,4	37,4	1,33	15,24	16,57
16	70—60	2¼	43,6	19,3	2,3	14,45	16,75

Tabelle VII B.

	Saugkraft in cm Hg	Dauer der Aussaugung in St.	t-St.	1 St.	CO_2 %	O %	$CO_2 + O$ %
1	20— 7	16	50,6	3,16	4	9,1	13,1
2	30—14	22	103	4,68	7,8	9	16,8
3	30—13	21½	112	5,2	8,9	8,4	17,3
4	30—20	7½	72,2	9,6	5,81	11,35	17,16
5	30—14	15	91,0	6	6,37	9,77	16,14
6	50—40	3	51	17	3,62	15,26	18,88
7	50—40	2¾	41,6	15,1	3,36	14,42	17,78
8	30—24	15	50	3,3	4,2	7,4	11,6
9	50—40	3½	54	15,4	3,6	14,81	18,41
10	40—20	20	68,2	3,4	4,7	10,3	15

Tabelle VII C.

	Saugkraft in cm Hg	Dauer der Aussaugung in St.	t-St.	1 St.	CO_2 %	O %	$CO_2 + O$ %
1	20—	16	93,2	5,9	3,64	15,98	19,62
2	20— 6	5¼	80	15,2	2,37	16,25	18,62
3	30— 6	18	126	7	2,5	16,25	18,75
4	30—10	4	183	45,7	2,3	17,5	19,8
5	40— 5	14	112,7	8	2,4	16,0	18,4
6	30—14	1¾	92,5	52,8	1,73	16,86	18,59
7	30—20	1½	112	74,7	2	18,2	20,2
8	40—12	3½	156	44,57	2,8	17,6	20,4
9	40— 6	13	117	9	1,8	15,9	17,7
10	30—20	2	108	54	1,45	17,4	18,85
11	40—20	2½	137	54,8	1,7	17,8	19,5
12	40—10	15	121	8	2	14,8	16,8

Versuche mit Corylus avellana.

Tabelle VIII A.

	Saugkraft in cm Hg	Dauer der Aussaugung in St.	Gas-Vol. in ccm		Prozentgehalt an		
			t-St.	1 St.	CO_2 %	O %	$CO_2 + O$ %
1	30—48	15	7,8	0,5	2,5	13,5	16,0
2	50—51	24	24	1	2,7	13,0	15,7
3	50—49	24	43	1,8	2,09	14,2	16,29
4	50—20	24	176	7,3	1,6	16	17,6
5	50—19	19	198	10,4	0,4	18,8	19,2
6	50—28	4¹/₄	145	34,1	0,1	19,2	19,3
7	35—15	16	137	8,56	0,2	18,3	18,5
8	30—14	23	112	5	0,1	18,2	18,3
9	70—40	5	150	30	0,1	19,9	20,0

Tabelle VIII C.

	Saugkraft in cm Hg	Dauer der Aussaugung in St.	Gas-Vol. t-St.	Gas-Vol. 1 St.	CO_2 %	O %	$CO_2 + O$ %
1	30—23	15	20,3	1,35	1,47	10	11,47
2	50—46	24	22	9,09			
3	50	24	32	1,33	1,85	15,55	17,40
4	50—40	23	63,4	2,75	0,3	19	19,3
5	55	27	61,6	2,3	0,2	18,18	18,38
6	60—20	40	54	1,35	0,2	17,24	17,44
7	65—30	23	42	1,8	0,1	17,8	17,9

Versuche mit Corylus avellana.

Tabelle IX A.

	Saugkraft in cm Hg	Dauer der Aussaugung in St.	Gas-Vol. in ccm		H_2O-Vol. in ccm		Prozentgehalt an		
			t-St.	1 St.	t-St.	1 St.	CO_2 %	O %	$CO_2 + O$ %
1	40—25	43	156	3,6	185	4,3	2,6	10,38	12,88
2	50—15	17¹/₂	175	10	7	0,4	3,5	14,0	17,5
3	60—20	3	149	50	1	0,36	0,2	19,6	19,8
4	30—16	42	168	4,0	6	0,17	3	14,5	17,5
5	70—40	4¹/₂	75	16,6			1,73	15,46	17,19
6	30—15	8	40	5	1,5	0,1	2	10,8	12,8

Versuche mit Corylus avellana.

Tabelle X.

	Saugkraft in cm Hg	Dauer der Aussaugung in St.	Gas-Vol. in ccm		H_2O-Vol. in ccm		Prozentgehalt an		
			t-St.	1 St.	t-St.	1 St.	CO_2 %	O %	CO_2 + O %
1	30—15	23	93	4,0	33	1,4	5,5	2,9	8,4
2	30—10	20	86	4,3	3	0,1	5,44	2,9	8,34
3	40—10	16½	106	6,4		0,3	6,5	6,9	13,4
4	70—44	2	51,1	25,5	0	—	4	9	13
5	60—31	3½	71	20,3	1	0,1	4,22	12,25	16,47

Versuche mit Populus nigra.

Tabelle XIII.

	Saugkraft in cm Hg	Dauer der Aussaugung in St.	Gas-Vol. in ccm		H_2O-Vol. in ccm		Prozentgehalt an		
			t-St.	1 St.	t-St.	1 St.	CO_2 %	O %	CO_2 + O %
1	—	1	—	—	5	5	—	—	—
2	20—24	19	9	0,5	76	4	—	—	—
3	30—26	24	30	1,25	88	3,66	1,2	12	13,2
4	30	46	72,4	1,57	115	2,5	1,8	11,74	13,54
5	30—21	27	70,6	2,61	40,6	1,50	0,56	16,14	16,70
6	30—18	24	78,8	3,28	21,2	0,88	0	18,53	18,53

Versuche mit Salix alba × fragilis.

Tabelle XIV A.

	Saugkraft in cm Hg	Dauer der Aussaugung in St.	Gas-Vol. in ccm		H_2O-Vol. in ccm		Prozentgehalt an		
			t-St.	1 St.	t-St.	1 St.	CO_2 %	O %	CO_2 + O %
1	20—15	22	30	1,4	50,5	2,3	2,55	10,2	12,75
2	20—14	24	92	3,8	48	2			
3	20—12	47	106	2,25	105	2,23	1,8	11,4	13,2
4	20—11	27	94,7	3,5	35	1,3	5,17	9	14,17
5	20—10	24	80,8	3,36	20	0,83	5,44	7,92	13,36
6	20—14	21	67	3,19	7	0,33	5,06	18	13,24
7	20—16	44	88	2,0	9	0,7	3,86	11,82	15,68
8	50—20	52	136	2,6	6	0,11	2,8	13,3	16,1
9	60—40	16	92,4	5,78	1	0,06	2,7	14,82	17,5

Tabelle XIV B.

	Saugkraft in cm Hg	Dauer der Aussaugung in St.	Gas-Vol. in ccm		Prozentgehalt an		
			t-St.	1 St.	CO_2 %	O %	CO_2 + O %
1	50—20	72	70	1	0,4	18	18,4
2	65—50	43	73,7	1,7	0,2	19,83	20,03
3	65—40	50	78,6	1,57	0,1	20	20,1

Breslau, Pflanzenphysiologisches Institut der Universität, 1914.

Inhalt.



Studie zur Stammesgeschichte der Gefäßpflanzen auf Grund vergleichend-anatomischer und ökologischer Untersuchungen.

Von **Reinhold Schaede.**

(Mit Tafel I, II.)

In den folgenden Blättern ist der Versuch gemacht, durch Untersuchung eines primitiven Farnes Einblick in die Stammesgeschichte der höheren Pflanzen zu gewinnen. Dazu wählte ich eine Methode, die mir sichere Erfolge zu versprechen schien: die Kombination der vergleichenden Anatomie, deren Wert als heuristisches Prinzip die Zoologie so schlagend lehrt, und der ökologischen Betrachtungsweise. Ich beschränke mich also nicht auf die Registrierung und Vergleichung der anatomischen Befunde, wie das so häufig geschehen ist, sondern suche zu ermitteln, inwieweit die einzelnen Organe ihre Ausbildung ökologischen Einwirkungen verdanken können.

Hier muß ich gleich eines vorausschicken, das, wie mir scheint, eine grundlegende Verschiedenheit zwischen der Pflanzenzelle und der tierischen darstellt, und das wir zum Verständnis des Folgenden nicht aus dem Gedächtnis verlieren dürfen. In der höheren Pflanzenwelt ist die Spezialisierung und die Zentralisation der einzelnen Zellen weit weniger ausgebildet als bei den Tieren. Die Pflanzenzelle hat primitive Charaktere in höherem Maße bewahrt und ist deshalb noch lange Zeit zu weitgehender Umbildung und Regeneration befähigt. Als Beispiel nenne ich Marchantia, die ihre keineswegs niedere Stellung im System durch ihre weit durchgeführte Spezialisierung der Zellen beweist. Und doch vermögen, wie Vöchting[1]) gezeigt hat, wenige isolierte Marchantiazellen den ganzen Thallus zu regenerieren. Bei den Gefäßpflanzen freilich wird das Regenerationsvermögen eingeschränkt, auch gestaltet sich die Regeneration ganzer Organe, wie Wurzeln oder

[1]) Vöchting, Jahrb. f. wiss. Bot. 16. 1885.

Achsen, insofern komplizierter, als dabei ein besonderes Bildungsgewebe, der Callus, eingeschaltet wird.

Weiter legte ich mir die Frage vor, ob die an den Blütenpflanzen gebildeten Begriffe bezüglich der Organisation der Gewebe und der morphologischen Gliederung auch für die Pteridophyten, ihre Vorstufe, gelten. Ich glaube zeigen zu können, daß das nicht der Fall ist, und es war auch gar nicht zu erwarten. Der Weg vom Komplizierten rückschreitend zum Einfachen kann nur zu leicht zu Irrtümern führen. Darum habe ich versucht, die Begriffe an primitiven Pflanzen zu entwickeln und dann aufwärts zu den hochstehenden zu verfolgen.

Über Ophioglossum vulgatum ist schon soviel gearbeitet worden[1]), daß von einer erneuten Untersuchung zunächst wenig Erfolg zu erhoffen schien. Zu meiner Freude ist es mir nun geglückt, doch noch einiges zu ermitteln, das sich für die phylogenetische Forschung verwerten läßt. Dazu verhalf mir vor allem die Arbeit mit dem Mikrotom und die Färbung der Schnitte; denn ich konnte durch Anfertigung großer Schnittserien den Bau der einzelnen Organe und ihren Zusammenhang im Pflanzenkörper genau verfolgen, und die Färbung zeigte mir vieles, was an ungefärbten Freihandschnitten ganz unauffällig ist und darum übersehen werden kann. Es war vor allem mein Bestreben, die Stammesgeschichte der leitenden Elemente im Pflanzenkörper zu verfolgen und festzustellen, ob die Gefäßbündel, die wir konzentrisch, kollateral, bikollateral und radiär nennen, in ihrem Bau wirklich prinzipiell verschieden sind, oder ob sie nur spezielle Entwicklungstypen einer Grundform darstellen, und eventuell welches diese Form eigentlich ist? Aus der Beantwortung dieser Fragen ergaben sich dann ganz von selbst Rückschlüsse auf den Aufbau des ganzen Pflanzenkörpers und seine Stammesgeschichte.

Ist Ophioglossum denn aber überhaupt eine primitive Farnpflanze? Ganz gewiß. Die folgenden Seiten werden es beweisen. Wir können freilich nicht erwarten, daß alles an dieser Pflanze primitiv ist. Es wäre unbillig zu verlangen, die Natur müsse uns einen Typus in allen Teilen ohne nachträgliche Veränderung aufbewahrt haben. Jede Pflanze hat sich im Laufe der Jahrmillionen in ihrer eigenen Art weiter entwickelt, und wir stehen heut nur den Endgliedern der Reihen gegenüber, womit natürlich nicht gesagt sein soll, daß die Entwicklung in unserer Zeit definitiv beendet sei; nur für uns ist sie abgeschlossen.

Ophioglossum ist bekanntlich eine Weidepflanze und zeigt dementsprechend mancherlei Anpassung an Standort und Umgebung. In dieser Beziehung ist diese Pflanze also nicht mehr primitiv. Aber gibt es

[1]) Engler-Prantl, Pflanzenfamilien I. 4. S. 449.

denn überhaupt ein Wesen, das frei und unabhängig von der umgebenden Welt dastände? — Auf die Ausbildung des Leitsystemes in Wurzel und Sproß von Ophioglossum dürfte die Anpassung kaum Einfluß gehabt haben, und auf diese beziehen sich hauptsächlich meine Untersuchungen.

Ich beginne mit der Wurzel von Ophioglossum vulgatum. Ihr Leitstrang wird von einigen Forschern monarch genannt[1]). Diese Bezeichnung, die sich eigentlich auf radiären Bau bezieht, möchte ich vermeiden, denn die Anordnung der Gefäßbündelelemente ist nicht radiär. Ich nenne das Bündel einen Leitstrang mit exzentrischem geoskopischen Hadrom (Taf. I, Fig. 1 u. 2). Der Grund dafür wird aus dem Folgenden ersichtlich werden.

Nun soll zunächst geprüft werden, ob das übliche Schema des Leitbündelbaues bei unserem Objekte paßt. Wir stellen unsere Ansprüche sehr bescheiden und verlangen nur die Elemente des Leptoms (Siebröhren, Geleitzellen, eventuell noch Cambiform und Leptomparenchym) sowie des Hadroms (Gefäße, Tracheiden und Hadromparenchym), also die zur Leitung der plastischen Stoffe und des Wassers nach der herrschenden Lehre erforderlichen Elemente.

Hier stoßen wir gleich auf Schwierigkeiten. Alle unsere Kenntnis über Siebröhren ist von einigen wenigen Pflanzen abgeleitet, bei denen sie besonders auffallend ausgebildet und darum der Forschung am leichtesten zugänglich sind. Nun sind aber meist die Verhältnisse bei weitem nicht so klar, aber man hat unwillkürlich angenommen, daß die anderweitig gewonnenen Anschauungen auch hier Geltung haben. Daß aber eine solche Übertragung nicht zulässig ist, ergibt sich daraus, daß einzelne Untersuchungen abweichende Resultate erbrachten, zumal bei schwierigen Objekten wie Ophioglossum. Was de Bary, Russow und Rostowzew über die Siebröhren von Ophioglossum angeben[2]), kann ich nur zum Teil bestätigen. Ich arbeitete mit Material, das nach Merkel fixiert war, und beobachtete Mikrotomschnitte von 10 μ mit Fuchsin-Jodgrün gefärbt. Die auf der Oberseite des Gefäßbündels liegenden Zellen sind lang gestreckt wie alle anderen Zellen des Bündels, sie haben aber verdickte, mit Fuchsin stark färbbare Wände, die nach allen Seiten eine sehr feine siebartige Tüpfelung zeigen. Die Tüpfelfelder entstehen in der Art, daß auf die getüpfelte Membran Aussteifungen aufgelagert werden, die an diejenigen eines Netz-

---

[1]) de Bary, Vgl. Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne. 1877. S. 379. Russow, Vgl. Untersuchungen. Mémoires de l'Akad. imp. de St. Petersburg. XIX, 1. 1872.

[2]) de Bary, l. c. S. 189 u. 380. Russow, l. c. S. 118. Rostowzew, Referat von Famintzin in: Übersicht über d. Leistungen a. d. Geb. d. Botanik i. Rußland während d. Jahres 1892. St. Petersburg 1894.

gefäßes erinnern. Dadurch wird die ursprünglich glatte Innenwand in einzelne getüpfelte Felder zerlegt. Mit den Siebplatten von Cucurbita und ähnlichen können diese Gebilde aber nicht verglichen werden. Es ist mir nicht gelungen festzustellen, ob die Zellwand wirklich durchbrochen ist, oder ob noch eine äußerst feine Membran die Tüpfel verschließt; ich möchte aber das letztere annehmen. Aus Gestalt und Struktur der in Rede stehenden Zellen wären wir also berechtigt, sie für primitive Siebröhren anzusehen. Nun habe ich aber in den Parenchymzellen des Wedelstieles von Osmunda regalis bei geeigneter Färbung (Anilinblau-Essigsäure) und Beleuchtung eine ganz ähnliche Tüpfelung gefunden. Aus der Wandstruktur allein darf man natürlich nicht auf die Funktion einer Zelle schließen. Darum wurden die mutmaßlichen Siebröhren von Ophioglossum auf ihren Inhalt geprüft, vermittelst der Färbung mit Eosin[1]), und da ergab sich ein merkwürdiger Befund. Es zeigte sich nämlich, daß diese „Siebröhren" in den Wurzeln sehr bald nach ihrer Entstehung ganz leer waren; sie stellen also lediglich große Safträume dar, nur dicht an den Wänden lagen kleine rotgefärbte Körnchen, die aber nur bei 1000facher Vergrößerung deutlich erkennbar waren. Solche Körnchen, nur etwas größer, fand ich auch fast immer in der die Vakuolen umgebenden Plasmaschicht der Parenchymzellen. Man kann danach gar nicht aussagen, was und ob überhaupt etwas in den sogenannten Siebröhren von Ophioglossum geleitet wird, größere Eiweißmassen jedenfalls nicht. Mit feineren Reaktionen, als sie uns zu Gebote stehen, ließe sich vielleicht etwas mehr über etwaige Wanderstoffe ermitteln. Immerhin können die besprochenen Elemente der Ophioglossum-Wurzel nicht ohne weiteres als Siebröhren bezeichnet werden, zumal sie auch derbe Wände haben. Vielleicht stellen die nahezu leeren Zellgehäuse eine Vorstufe echter Siebröhren dar (vgl. Taf. I, Fig. 1 u. 2).

Mit dem Nachweis der übrigen Elemente des Leptoms werden wir nun noch weniger Glück haben. Eine scharfe Trennung von denen des Hadroms ist zunächst unmöglich; die über den verholzten Elementen gelegenen Zellen gehen allmählich in die zartwandigen, engen Leptomzellen über. Und wie sollen wir diese dünnen, langgestreckten und dünne, wurmförmige Kerne enthaltenden Zellen nennen? Geleitzellen, Cambiform oder Leptomparenchym? Es paßt keines recht. Die Spezialisierung fehlt noch, die für die entsprechenden Zellen höherer Pflanzen durchgeführt ist, und dieser Mangel an Arbeitsteilung charakterisiert Ophioglossum als eine primitive Form, auf welche das von höheren Pflanzen entnommene Schema noch nicht paßt.

Im Hadromteil befinden sich nur Tracheiden, wie bereits öfters

[1]) Strasburger, Das botanische Praktikum. Aufl. 5. S. 140.

beschrieben ist. Vor dem halbmondförmigen Holzteil liegen Zellen, die den Tracheïden an Größe und Gestalt gleich sind; ihre Wände sind weder verdickt noch verholzt. Gegen die Mitte des Leitstranges nehmen sie an Größe ab und gehen ohne scharfe Trennung in das Leptom über (Taf. I, Fig. 1 u. 2). Diese Zellen sind sicherlich an der Leitung des Wassers stark beteiligt; denn je weiter wir uns der Wurzelspitze nähern, desto mehr nehmen die Tracheiden ab und liegen an der Peripherie, bis sie endlich in zwei Zellen endigen, während die unverdickten Zellen den übrigen Raum erfüllen. Über ihnen liegt dann ein sehr zartes, engzelliges Gewebe, das Russow sehr treffend als ein Cambium bezeichnet[1]). (Taf. I, Fig. 2.)

Die Leitungsbahnen für Wasser und für plastische Stoffe scheinen bei Ophioglossum überhaupt nicht streng geschieden zu sein. In den schon verholzten Tracheïden fanden sich häufig Zellkerne, und andere waren mit Stärkekörnern dicht vollgepfropft. Sie werden also wohl schwerlich Wasser befördert haben. Wir müssen uns von dem Gedanken losmachen, daß nur verholzte, tote Elemente der Wasserleitung dienen, denn die Verholzung hat ja, soweit wir wissen[2]), mit dem Aufsteigen des Wassers an sich gar nichts zu tun. Verholzung erfolgt lediglich aus mechanischen Gründen.

Sehen wir uns einmal bei den Moosen um. Auch sie besitzen einen mehr oder weniger ausgebildeten Zentralstrang zur Leitung der Stoffe. Allerdings vergleiche ich hier den Sporophyten mit dem Gametophyten, also zwei prinzipiell verschiedene Dinge. Sie sind aber verschieden bezüglich der Generation, der Fortpflanzungsart, gleich dagegen oder wenigstens sehr ähnlich hinsichtlich ihrer Vegetation. Auch entnehme ich den Arbeiten von Haberlandt[3]), daß der Zentralzylinder der Seta von dem des Moosgametophyten nur wenig verschieden ist. Viele Laubmoose sind äußerlich den Lycopodiaceen und Selaginellaceen recht ähnlich, so ähnlich, daß bei fossilen Arten eine Unterscheidung nur sehr schwer möglich ist[4]). Diese Ähnlichkeit verschiedener Pflanzengruppen ist wenigstens teilweise die Folge gleicher Lebensweise. An Beispielen für solche Konvergenz ist kein Mangel, ich erinnere an die Formgleichheit gewisser Succulenten aus verschiedenen Familien. Äußere Gleichheit wird aber immer bis zu einem gewissen Grade auch innere, anatomische Gleichheit bedingen. Ich halte mich darum zu dem genannten Vergleich berechtigt.

---

[1]) Russow, l. c. S. 151.

[2]) Jost, Pflanzenphysiologie. 1913. S. 91.

[3]) Haberlandt, Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Laubmoose. Jahrb. f. wiss. Bot. 17. 1886. S. 372.

[4]) Vgl. Potonié in Engler-Prantl, Pflanzenfamilien. I. 4. S. 715.

Im Zentralzylinder der Moose finden sich die wasserleitenden und die mechanischen Elemente getrennt. Die Hadromzellen sind dünnwandig und unverholzt, und neben ihnen liegen die dickwandigen stützenden Zellen. Die Moose haben noch nicht die Fähigkeit, ihre wasserleitenden Zellen durch Aussteifung der Wände gleichzeitig für die Statik dienstbar zu machen. Wo aber die Wände Aussteifungen erhielten, war sofort die Möglichkeit gegeben, diese nunmehr statisch brauchbaren Zellen für die Stützung der Pflanze zu verwerten, gleichgültig aus welchen Gründen die Aussteifung ursprünglich erfolgt war, z. B. zur Aufnahme des Seitendruckes. Für den letzten Zweck würden aber auch vielleicht Zelluloseleisten genügen, sofern sie von genügender Mächtigkeit wären. Ökonomischer dürfte wohl die Imprägnation der Wand mit Lignin sein, welches die geschmeidige Zellulose in starre Masse verwandelt. Darum ist anzunehmen, daß Verholzung bei höheren Pflanzen im Leitbündel nur eintritt, weil es mechanisch beansprucht wird, und zunächst auch nur soweit, als es dem jeweiligen Bedürfnis genügt. Das beweisen namentlich die Hydrophyten mit ihrer teilweise fast fehlenden Verholzung. Hadromzellen sind deshalb für mich nicht verholzte, sondern wasserleitende Zellen, und dem entsprechend Leptomzellen nicht Siebröhren, sondern Zellen zur Leitung wandernder Assimilate.

In diesem physiologischen Sinne allein sollen in der vorliegenden Arbeit die Ausdrücke Leptom und Hadrom gebraucht werden, ohne Rücksicht auf die besonders bei niederen Gruppen teilweise stark abweichende Membranbeschaffenheit. Wir vermeiden damit den Fehler, den vollendeten Zustand der höheren Pflanzen als Maßstab für die Beurteilung der primitiven Verhältnisse bei niederen zu nehmen, was bei phylogenetischer Betrachtung unzulässig ist.

Bei Ophioglossum haben wir nun ein primitives Leitsystem vor uns, in dem die einzelnen Elemente noch keine streng abgegrenzte Funktion übernommen haben. Leitstränge dieser Art sollten in unseren anatomischen Lehrbüchern den in der typischen Weise differenzierten vorangestellt werden, statt, wie es der Fall ist[1]), als abweichend, gewissermaßen als merkwürdige Ausnahme, am Schluß des Kapitels geführt zu werden.

Die Herausbildung der einzelnen Leitbündelelemente können wir uns an dem Beispiel der Ophioglossum-Wurzel unschwer vorstellen. Im Procambiumstrang nahe der Wurzelspitze ist zunächst auch durch Tinktion nicht zu erkennen, wo Leptom und wo Hadrom auftreten wird. Alle Zellen sind noch gleichwertig und haben ähnliche Leit-

[1]) Vgl. z. B. de Bary, l. c. S. 379 ff.

funktion, da sie miteinander alle in osmotischem Austausch stehen; die ganze Wurzelspitze hat die Aufgabe zu wachsen und weiter im Erdreich vorzudringen, wozu der Turgor als allseitig gleichmäßig wirkende Kraft genügt, während eine wesentliche Beanspruchung auf Zugfestigkeit noch nicht in Frage kommt. Weiterhin tritt aber allmählich die Scheidung ein, indem dem zur Ableitung auf größere Strecken bestimmten Wasser eigene Bahnen zugewiesen werden. Es sondern sich gestreckte axile Zellen, die Anlage des Zentralzylinders, von isodiametrischen peripheren. Von den ersteren werden zunächst die am unteren Rande gelegenen weitlumiger und erhalten dickere Membranen, während die über ihnen gelegenen einstweilen im undifferenzierten Zustand beharren und ein Procambium darstellen. Dann treten die Tracheïden auf, erst zwei, dann immer mehr in der Peripherie, bis ein Kreissegment mit ihnen erfüllt ist, entsprechend der steigenden Zugfestigkeit der Wurzel. Indessen ist das Procambium durch Fertigstellung der Leitbündelelemente aufgebraucht. Die zarten Endpartien der Wurzel werden kaum auf Zugfestigkeit beansprucht und enthalten dementsprechend nur wenige verholzte Zellen, welche in der Phase der Streckung erhebliche Schwierigkeiten veranlassen würden. Der Beginn der Verholzung liegt nicht bei allen Wurzeln gleich weit von der Spitze entfernt, sondern der Abstand schwankt innerhalb weiter Grenzen, ohne Beziehung zur Dicke der Wurzel.

Wenn die zu innerst gelegenen Tracheïden mit Stärke gefüllt sind, so müssen sie eben andere Funktion haben als Wasserleitung.

Zwischen dem Leitbündel der Wurzel und dem des Stammes besteht kein wesentlicher Unterschied; wir finden alle Elemente hier sowohl wie da wieder. Daß die Casparische Scheide dem Stamme fehlt, kann nicht in Betracht kommen, denn sie ist kein integrierender Bestandteil der Wurzeln und wird auch in Stammorganen beobachtet, z. B. sehr deutlich bei Psilotum triquetrum. Der einzige Unterschied wäre der, daß der Querschnitt der Stammbündel elliptisch bis eiförmig ist gegenüber dem fast kreisrunden der Wurzelbündel. Hierin wird aber wohl niemand einen grundlegenden Unterschied sehen wollen.

Sollen wir aus der Übereinstimmung im anatomischen Bau folgern, daß die „Wurzeln“ von Ophioglossum gar keine Wurzeln seien, sondern nur Rhizome? Dieser Annahme stehen doch erhebliche Bedenken gegenüber. Aber auf die Unterschiede zwischen Sproß und Wurzel werde ich später noch eingehen. Vorläufig wollen wir die Grenzen zwischen beiden so scharf nicht ziehen, müssen wir doch stets im Auge behalten, daß auch die Wurzel ein erworbenes Organ ist, und daß wir nicht zu erstaunen brauchen, wenn wir bei niederen Formen noch keine ausgesprochene Verschiedenheit zwischen Wurzeln und Sprossen finden.

Nun ist die Frage, ob die Anordnung der Bündelteile bei Ophioglossum den primitiven Typus darstellt. Schon in dem Blattstiel von Ophioglossum geht häufig das kollaterale Bündel durch Herumfließen des Leptom um das Hadrom in ein konzentrisches über, oder mit anderen Worten, das Hadrom rückt in zentrische Stellung. Somit sind in derselben Pflanze zwei verschiedene Bautypen vertreten, und es ist nicht ohne weiteres zu sagen, welcher von beiden als der ursprünglichere angesehen werden muß. So mögen zunächst andere tiefstehende Pflanzen zum Vergleiche herangezogen werden.

Das Leitbündel in der Wurzel von Phylloglossum Drummondi ist dem von Ophioglossum vulgatum auffallend ähnlich gebaut, das Hadrom liegt gleichfalls exzentrisch[1]). Leider kann ich wegen Mangel an Literatur nicht genauer auf Phylloglossum eingehen, und so war es mir auch unmöglich, etwas über die Leitbündel der Protophylle dieser Pflanze in Erfahrung zu bringen. Ich vermute jedoch, daß sie, nach Analogie anderer Lycopodiales, sich von dem der Wurzel nicht sehr unterscheiden werden[2]).

Die Wurzeln der Lycopodien sind im allgemeinen folgendermaßen gebaut[3]). Die schwächsten zeigen nur einen Hadromstrang, der mit allen Übergängen bald zentrisch bald exzentrisch gelagert ist. Stärkere Wurzeln besitzen je nach ihrem Alter zwei bis acht plattige Stränge, die neben- und übereinander mit Leptom abwechselnd in dem Kreise der Schutzscheide liegen. Durch V-förmige Knickung (die Spitze nach dem Zentrum gerichtet) nähern sie sich oft radiärer Anordnung und werden darum ebenso wie die Leitstränge der Sprosse häufig unter die radiären Bündel gerechnet. Man sieht aber auf den ersten Blick den bedeutenden Unterschied zwischen dem Wurzelbündel einer Angiosperme und einer Lycopodiacee. Das letztere wird wohl besser plattig genannt werden.

Der Leitstrang im Sproß der Lycopodien ist nun wieder dem der Wurzel ähnlich. In jedem Lehrbuch findet sich eine Abbildung, die die plattige Anordnung des Hadroms zeigt. Nur einzelne Arten weichen davon ab. Eins aber hat wenig Beachtung gefunden, daß nämlich die Anordnung verschieden ist in den aufrechten und den kriechenden Teilen derselben Pflanze und in den stets aufrechten Pflanzen. Bei Lycopodium clavatum habe ich diese Erscheinung sehr gut feststellen können. In den aufrechten Teilen nahe unter dem

---

[1]) Vgl. Lotsy, Stammesgeschichte II. S. 441 u. 414, und Pritzel in Engler-Prantl, l. c. I. 4. S. 582.

[2]) Vgl. Pritzel in Engler-Prantl, l. c. I. 4. S. 582.

[3]) de Bary, l. c. S. 440.

Sproßscheitel ist das Hadrom radiär gebaut, tetrarch, wenn wir so sagen wollen. Aber der Unterschied zwischen diesem Bau und einem typisch radiären Wurzelbündel ist auch hier unverkennbar. Die Strahlen des Sternes erweitern sich nämlich stark nach der Peripherie, und die Figur wird einem Radkreuz ähnlich (Taf. II, Fig. 1). Das Hauptgewicht ist hier also auf den Ausbau der Peripherie gelegt, während beim Wurzelbündel der höheren Pflanzen die Sternstrahlen mit scharfen Spitzen enden. Weiter nach unten wird die Kreuzstruktur immer mehr verwischt, es treten neue Hadromplatten hinzu (Taf. II, Fig. 2), bis in den kriechenden Teilen nur noch schwach wellige und manchmal V-förmige Platten vorhanden sind. Dasselbe ist auch bei anderen Lycopodien beobachtet worden[1]), und wir werden die Angaben über den Leitbündelbau der Lycopodien mit Vorsicht aufnehmen müssen, sobald wir nicht wissen, durch welchen Teil des Sprosses die Schnitte geführt sind. Bei den aufrechten Lycopodien findet eine mehr oder weniger ausgeprägte Auflösung der Platten statt, so liegen z. B. bei L. cernuum und in den jungen, aufrechten Sprossen von L. Hippuris (Taf. II, Fig. 3) große und kleine Hadromgruppen ohne erkennbare Regel in dem Strange verteilt.

Es ist nicht zu verkennen, daß ein Unterschied besteht zwischen den Sproßteilen, die aufrecht sich selbst zu stützen haben, und denen, die am Boden oder dicht unter ihm kriechend die eigene Last nicht zu tragen brauchen. Es fiel mir auf, daß, wie bei L. clavatum, innerhalb des Bündels die Hadromteile, so bei Pteridium aquilinum, die Gesamtheit der Bündel eine ähnliche Anordnung zeigen; im kriechenden Teil resp. Rhizom herrscht die plattige Anordnung vor, im aufrechten resp. dem Blattstiel die radiäre mit Betonung der Peripherie.

Die Wurzeln von Ophioglossum werden also wohl auch durch ihr fast ausschließlich wagerechtes Wachstum beeinflußt sein. Merkwürdig ist, daß die verholzten Partien geoskopisch orientiert sind, wie bei Phylloglossum Drummondi. Wie das zu erklären ist, vermag ich vorläufig nicht zu sagen. Vielleicht ist es durch ähnliche Ursachen bedingt wie die stärkere Ausbildung des Holzes auf der geoskopischen Seite wagerechter Äste.

Großen Einfluß auf die Gestaltung hat ferner der dorsiventrale Bau eines Organes. Das tritt schon bei den Lycopodiaceen hervor insofern, als die Hadromplatten der Rücken- und Bauchseite des kriechenden Sprosses parallel gerichtet sind. Viel schärfer ist diese Erscheinung bei den Selaginellaceen ausgeprägt, z. B. bei S. Martensii,

---

[1]) Wiggelworth, The young sporophytes of Lycopodium complanatum and L. clavatum. Ann. of Bot. 1907; vgl. auch Lotsy, l. c II. S. 433.

da hier der ganze Leitstrang elliptisch plattgedrückt ist (Taf. II Fig. 4 u. 5). Er unterscheidet sich, abgesehen von seinem eigenartigen Zusammenhang mit dem umliegenden Gewebe, von einem regelrecht-konzentrischen cylindrischen Strang nur dadurch, daß die Verholzung der Hadromelemente an den vom Zentrum am fernsten gelegenen Stellen der Ellipse beginnt. Die Belege hierfür werde ich an späterer Stelle bringen. In den Wurzelträgern und den Wurzeln selbst, die beide nicht mehr dorsiventral sind, ist auch der Strang wieder zylindrisch mit zentral beginnender Verholzung[1]).

Die eigenartigsten Verhältnisse aber finden sich bei Psilotum triquetrum. Das untersuchte Exemplar wuchs ganz aufrecht. Ein Querschnitt durch den oberirdischen Sproß könnte, wenn seine Herkunft nicht bekannt wäre, für ein Präparat aus einer Phanerogamenwurzel angesehen werden. Es läßt sich nicht bestreiten, daß der Leitstrang in der aufrechten Achse von Psilotum genau wie der einer Wurzel gebaut ist, und zwar besonders in den dickeren apikalen Teilen des Sprosses. In diesen oberen Teilen ist der Stern der verholzten Elemente sehr vielstrahlig und ziemlich regelmäßig ausgebildet. Gegen die basalen Teile zu werden die Strahlen immer spärlicher und schließlich ist in den untersten Teilen die Anordnung nicht mehr radiär (Taf. II, Fig. 6, 7, 8). Der unterirdisch kriechende Teil des Sprosses läßt für die Leitelemente kein bestimmtes Bauprinzip mehr erkennen, die verholzten Elemente sind regellos verteilt (Taf. II, Fig. 9). Mit einiger Phantasie könnte man vielleicht einen triarchen Strang in das Bündel hineinsehen; zu beweisen ist es aber nicht. Sicher erscheint mir aber, daß auch hier nicht alle wasserleitenden Zellen verholzt sind, denn neben den Tracheïden liegen in großer Anzahl Zellen, die in Gestalt diesen gleichen, aber unverholzt sind und an den Kanten schwache kollenchymatische Verdickungen zeigen (Taf. II, Fig 9). Für die Aussteifung kommen sie in dem massigen und auf Biegungsfestigkeit kaum beanspruchten Organ nicht in Frage. In dem aufrechten Sproßteil wird das Zentrum von einem Sklerenchymstrang ausgefüllt[2]). Die Casparische Scheide ist mit seltener Deutlichkeit ausgebildet.

Der Aufbau von Psilotum ist also aus dem üblichen Schema gar nicht zu verstehen. Die unterirdischen Teile mit Wurzelfunktion sind gar nicht wurzelähnlich, der oberirdische Sproß dagegen um so mehr, je höher wir schneiden. Diese Schwierigkeiten ergeben sich daraus,

[1]) de Bary, l. c. S. 380, und Goebel, Organographie der Pflanzen. Aufl. I. 1898. S. 437.

[2]) de Bary, l. c. S. 362, und Pritzel in Engler-Prantl, Pflanzenfamilien I. 4. S. 610.

daß die Normen für den Bündelbau von den höchsten Formen genommen sind. Sie lassen sich nur mit Mühe bei Ophioglossum, den Lycopodiaceen und den Selaginellaceen anwenden, versagen aber bei Psilotum.

Aber wir dürfen an die Frage nicht mit einseitig anatomisch-systematischen Gesichtspunkten herangehen, sondern haben auch die physiologischen zu berücksichtigen: Funktion und Verteilung sind ja für die Lösung der von Fall zu Fall verschiedenen Aufgaben von größter Bedeutung, und diese können daher sehr wohl formbestimmend sein. Bei den höheren Pflanzen wird das allerdings weniger hervortreten, weil ihre Organe durch die ausgeprägte Arbeitsteilung und Anpassung eine typische, nahezu starre Form gewonnen haben, wie sie niedere Pflanzen wohl noch nicht haben können.

Die Gliederung einer Pflanze in Wurzel und Sproß und dessen Teilung in Stamm und Blätter bedeutet eine ungemein praktische, aber keineswegs eine an sich gegebene Ausbildung des Vegetationskörpers: es gibt auch Gefäßpflanzen, denen nicht alle diese Grundbestandteile eigen sind, und gewisse Organe können wir nirgends unterbringen, z. B. die Wurzelträger der Selaginellen. Wir müßten vielmehr am Körper der höheren Landpflanzen unterscheiden: Absorptionssproß und Assimilationssproß. Diese Teile sind überall vorhanden mit Ausnahme ganz vereinzelter Fälle, in denen besondere Anpassungserscheinungen vorliegen, z. B. bei Aldrovandia und Ceratophyllum. Eine „Wurzel" ist nur eine besondere und typische Ausbildung des Absorptionssprosses, dasselbe gilt vom Blatt bezüglich des Assimilationssprosses. Da nun diese Organe nur spezielle Entwicklungsgrade desselben Körpers darstellen, und nicht prinzipiell, sondern graduell verschieden sind, ist auch ein Übergang des einen in das andere ebenso erklärlich wie auch, daß das eine Organ vikariierend für das andere eintreten kann. Die Entscheidung, ob wir es mit einem Absorptions- oder mit einem Assimilationssproß zu tun haben, gibt die physiologische Funktion, nicht das ober- oder unterirdische Wachstum eines Organs und seine Morphologie allein[1]).

Versuchen wir einmal, ob wir mit dieser neuen Definition bei den besprochenen Pflanzen durchkommen, und denken wir immer dabei daran, daß für die Ausbildung des aus wesensgleichen Zellen bestehenden Procambiumstranges die physiologische und mechanische Funktion des entstehenden Leitstranges maßgebend ist.

Bei Ophioglossum vulgatum sind die Verhältnisse am einfachsten. Die Leitstränge des Absorptions- und des Assimilationssprosses sind so

[1]) Vgl. hierzu Goebel, l. c. Aufl. 2. 1913 S. 109.

gut wie gar nicht unterschieden, sondern nach demselben Prinzip gebaut, abgesehen von der Neigung zu zentrischer Anlage des Hadroms in den höheren oberirdischen Teilen. Ich bin jedoch geneigt, die typische exzentrische Lage des Hadroms auf Kosten des horizontalen Wachstums der Wurzeln zu setzen, denn bei den Lycopodiaceen, die nicht rein wagerecht wachsen, schwankt die Anordnung innerhalb des Stranges. Über Art und Verteilung der mechanischen Leistungen bei Ophioglossum orientiert schon der Versuch, die Pflanze auszureißen. Der oberirdische Teil reißt dabei stets ab, nie bekommt man die unteren Teile mit aus dem Boden. Über die große Bedeutung dieser Eigenschaft für das Leben unseres Farnes, das mit typischen Weidepflanzen Wohnort und Gefahren teilt, wird wohl kein Zweifel sein.

Eine typische „Wurzel" möchte ich den Absorptionssproß von Ophioglossum noch nicht nennen, nicht etwa wegen des Fehlens der Wurzelhaare, das mit dem Vorhandensein einer Symbiose mit Mycorrhizenpilzen zusammenhängen dürfte, sondern wegen der Entstehungsweise der Adventivknospen. Sie werden nach den Beobachtungen von Rostowzew[1]) aus einem der jüngsten Segmente der Scheitelzelle unter gemeinsamem Wachstum des umliegenden Gewebes gebildet. Bei höheren Pflanzen entstehen Knospen aus den Wurzeln in ganz anderer Weise[2]). Trotzdem werde ich auch bei Ophioglossum wegen Mangels an einem passenderen Ausdruck und der Kürze halber von einer Wurzel reden, aber stets mit diesem Vorbehalt.

Der Assimilationssproß von Ophioglossum wird in einem besonderen Abschnitt Behandlung finden.

Bei Phylloglossum liegen die Verhältnisse offenbar sehr ähnlich. Genauere Angaben kann ich jedoch aus den genannten Gründen nicht machen; auch glaube ich, daß bei dieser Pflanze einige Vorsicht geraten ist, weil sie durch Anpassung an ihren Standort modifiziert sein könnte.

Bei der Mehrzahl der anderen Lycopodiales können wir schon eher von Wurzeln reden. Wenn diese Wurzeln, je älter sie sind, um so mehr Hadromplatten enthalten, so bedeutet das natürlich die spätere, wohl durch den Bedarf regulierte Einschiebung solcher Platten, die durch den Bau der Leitbündel ermöglicht wird. Die Zellen, die hierzu das Material abgeben, sind freilich im voraus nicht zu erkennen; das erklärt sich aus der, wie wir gesehen haben, sehr geringen Spezialisierung der Zellen des Bündels. Nicht einmal eine bestimmte Stelle

---

[1]) Rostowzew, im genannten Referat von Famintzin.

[2]) Beijerink, Beobachtungen und Betrachtungen über Wurzelknospen und Nebenwurzeln. Referat in der Botan. Zeitung XLV. 1887.

im Bündel kommt diesem Bildungsgewebe zu, und daher sind die Platten unregelmäßig gelagert, bald verschmelzen sie miteinander, bald teilen sie sich wieder. Ich bemerke hierzu noch, daß die jungen Sproßteile von Lycopodium an Cambiform und Leptomparenchym (zwischen denen ein prinzipieller Unterschied wohl noch nicht sein wird) ungemein viel reicher sind als die ausgewachsenen, älteren Teile (Taf. II, Fig. 1—3). Wir hätten hier also ein sekundäres Dickenwachstum in bescheidenen Grenzen, und bei dieser Anordnung kann es auch nur ein sehr beschränktes sein.

Eine wichtige Fähigkeit fehlt den Lycopodiales, nämlich die neuen Leitbündelelemente in einem geschlossenen Kreise um ein Zentrum anzuordnen. Doch die ihnen nahestehenden Lepidophyten zeigen typisches Dickenwachstum durch Bildung neuer Kreise in der Peripherie.

Die Knickung der Platten in dem Wurzelbündel beweist eine Tendenz, die mechanischen wirksamen Teile in radiäre Anordnung zu bringen, deren Bedeutung ja bekannt ist und im folgenden noch Erwähnung finden wird. Bezüglich ihrer Zugfestigkeit läßt sich die Wurzel der Lycopodiales mit einem geflochtenen Strick vergleichen.

Dasselbe, was eben von der Wurzel gesagt worden ist, gilt natürlich auch in gewissem Sinne vom Assimilationssproß, den ich an dem Beispiele von Lycopodium clavatum besprechen möchte. Wir können hier im allgemeinen schon von Stamm und Blatt reden; wenn auch ihre Funktion noch nicht scharf geschieden ist, so ist doch das eine ein besonders für die Stoffleitung, das andere ein für die Assimilation bestimmtes Organ. Die aufrechten Teile des Stammes müssen nun für den Druck senkrecht zur Achse des Organes tragfähig gebaut sein, und dazu kommt bei ihnen die Nötigung, dem Seitendruck gegenüber biegungsfest oder genügend elastisch zu sein und in ähnlicher Art auch dem sich dabei gleichzeitig ergebenden drehenden Moment zu widerstehen. Die kriechenden Teile dagegen werden vorwiegend von ihrer Unterlage getragen und brauchen nur zugfest zu sein. In den dazwischen liegenden, von der vertikalen zur horizontalen Lage übergehenden Teilen müssen die Übergänge zu finden sein.

Biegungs- und Druckfestigkeit wird bekanntermaßen durch Verlagerung der festen Elemente in die Peripherie eines Organes erzielt. Wir brauchen uns nur den radkreuzförmigen Querschnitt des aufrechten Teiles von L. clavatum zu betrachten, um auch hier dieses Bauprinzip wieder zu erkennen (Taf. II, Fig. 1). Die Schenkel des Kreuzes sind peripher stark verbreitert, und gerade hier liegen die engsten und festesten Elemente, die auch zuerst fertiggestellt werden. Im kriechenden Teile dagegen haben wir nur Platten gesehen, die sich vereinigen und verzweigen wie die in der Wurzel, und darum

auch ähnliche mechanische Funktionen haben. In der Krümmungszone zeigen sich allerlei merkürdige Figuren; hier wird das Radkreuz allmählich aufgelöst in die Platten auf dem Wege V-förmiger Bildungen und gewellter Bänder unter Einschaltung von neuen Platten (Taf. II, Fig. 2). Im höheren Alter wird um das Bündel eine dicke Sklerenchymschicht gebildet, die dann die mechanischen Aufgaben zum größten Teile übernehmen wird. Es sei jedoch ausdrücklich hervorgehoben, daß bei dem untersuchten Material diese Schicht noch nicht vorhanden war, wie auch aus den Figuren zu ersehen ist. In den aufrecht wachsenden Lycopodiales ist das Hadrom meist auch radkreuzförmig bis plattig, bei einzelnen Arten aber sind die Platten in unregelmäßige Einzelbündel aufgelöst, z. B. bei L. cernuum und L. Hippuris (Taf. II, Fig. 3)[1]. Doch gerade die letzteren Arten haben fleischig-dicke Achsen und neigen zum Überhängen. So genügt eine vom Standpunkt der Statik aus weniger ökonomische Verteilung der mechanischen Elemente. Eins aber kommt den Leitsträngen dieser ganzen Familie zu, die große Biegsamkeit, und sie wird dadurch erzielt, daß die verholzten Teile leicht gegeneinander verschieblich sind, wie die einzelnen Schnüre eines Strickes.

Der Assimilationssproß von Selaginella Martensii, an der wir auch Stamm und Blätter unterscheiden können, gewährt uns noch leichter einen Einblick in seine Konstruktion, weil in seinem Leitstrang nur ein Hadromteil vorhanden ist. Er hat, wie wir gesehen haben, in Zusammenhang mit der Dorsiventralität des Stammes elliptischen Querschnitt. Wie nun in einem radiär angeordnetem Hadrom, das druckfest sein soll, die festesten Elemente in die Peripherie verlegt werden, also in die vom Zentrum fernsten Punkte, so geschieht es auch bei Selaginella. An den vom Zentrum fernsten Punkten der Ellipse, den Enden der großen Achse, werden in der Tat die Tracheiden zuerst angelegt und am festesten gebaut (Taf. II, Fig. 4), die dazwischen gelegenen Partien werden später mit weitlumigen Hadromelementen ausgefüllt (Taf. II, Fig. 5). Mit dieser Konstruktion ist auch wieder große Biegsamkeit verbunden.

Wenn wir sehr häufig mehrere Leitstränge im Stamm der Selaginellaceen finden, beruht das bekanntlich auf der Eigentümlichkeit, daß die Verzweigung des Stammes im Inneren viel früher eintritt, als sie auch äußerlich durchgeführt wird. Ähnliches habe ich auch in einem noch nicht ausgewachsenen Sproß von Lycopodium Hippuris beobachten können.

Die Wurzelträger der Selaginellaceen hat man nach den bisher

---

[1]) Vgl. Pritzel in Engler-Prantl, l. c. I. 4, S. 578 f.

üblichen Methoden nicht unterbringen können. Sie wurden als blattlose Sprosse, haubenlose Wurzeln und als Organe sui generis bezeichnet[1]). Wir haben keins von den dreien nötig, sondern können jetzt sagen: sie gehören zum Absorptionssproß. Dem scheint zu wiedersprechen, daß die Wurzelträger in beblätterte Sprosse übergehen können, und man sollte deswegen vielleicht auf Assimilationssprosse diagnostizieren. Aber die Entstehung von endogenen Wurzeln am Sproßscheitel ist mit der physiologischen Funktion der beiden Sproßsysteme nicht vereinbar, auch bei niederen Pflanzen nicht. Andererseits ist die Bildung von Blättern an einer Wurzel ebenso undenkbar. Doch die Blätter entstehen hier ja garnicht unmittelbar an einer echten Wurzel, sondern an einem metamorphosierten Teile des Absorptionssprosses, und diese beiden dürfen in keiner Weise gleichgesetzt werden. Wir haben in den Wurzelträgern ein Übergangsorgan vor uns, das Eigenschaften von zwei Sproßsystemen vereinigt, wie es wohl nur bei einer niederen Form vorkommen kann.

Der Bau des Leitbündels in den Wurzelträgern unterscheidet sich trotz des oberirdischen Wachstums von dem im Stamme wesentlich, zumal die Wurzelträger nicht druckfest zu sein brauchen, sondern hängend getragen werden und später die Pflanze am Boden festklammern sollen. Sie gleichen ungefähr Drahtseilen, zugfest und biegsam zugleich. Sie haben dagegen denselben Bau wie die Wurzeln, abgesehen von sehr geringen Unterschieden; denn es ist natürlich ein funktioneller Unterschied zwischen einem unter der Erde kriechenden Organ und einem, das die Verbindung zwischen Wurzel und Stamm herstellen soll. Der Leitstrang von Wurzelträger und Wurzel ist im allgemeinen zylindrisch mit zentrischer bis exzentrischer Lage des Hadroms. Die Verholzung beginnt in der Mitte, da es sich um zugfeste Organe handelt, im scharfen Gegensatz zu dem druck- und biegungsfesten Stamm[2]). Es wäre sehr interessant zu ermitteln, wie die Leitbündel der in beblätterte Sprosse umgewandelten Wurzelträger gebaut sind, ob diese vielleicht denen des Stammes ähnlicher sind. Leider stand mir hierzu kein Material zur Verfügung.

Wie fügt sich nun das scheinbar so abweichend gebaute Psilotum triquetrum in das Bild ein, das ich zu entwerfen versuche? Wir müssen uns zum Verständnis seiner Bauart die Vegetationsverhältnisse und die mechanischen Aufgaben der einzelnen Teile von Psilotum vergegenwärtigen. Die unterirdischen Teile bilden ein wirres Knäuel in dem humösen Substrat. Sie wirken also festigend durch ihre

---

[1]) Goebel, l. c. Aufl. I, 1898, S. 437 und Aufl. II, 1913, S. 110.

[2]) Vgl. de Bary, l. c. S. 379 f.

Gesamtmasse und dadurch, daß sie wagerecht vom oberirdischen Teil abzweigen. Auf Zugfestigkeit werden sie in ihrer Gesamtheit nicht stark, einzeln kaum merklich beansprucht, zumal die dünnen, rutenförmigen Assimilationssprosse weder dem Winde eine größere Angriffsfläche bieten, noch sonderlich schwer sind. Wenn man eine dünne Gerte nur wenig in den Boden steckt, so kann auch kräftiger Wind sie kaum umwerfen, weil sie ihm nur eine kleine Fläche darbietet und vermöge ihrer Biegsamkeit ausweichen kann. Befestigt man dagegen ein Blatt Papier an der Gerte, so belastet es diese ganz unwesentlich, aber schon ein geringes Anblasen bringt sie zu Falle, weil die Angriffsfläche ungleich größer ist, so daß auch die Elastizität nichts mehr helfen kann. Die kriechenden Absorptionssprosse von Psilotum bedürfen darum keiner wesentlichen Verstärkung ihres mechanischen Systems durch verholzte Hadromzellen. Der Assimilationssproß dagegen muß die eigene Last tragen, muß biegsam und in sich selbst zugfest sein, um nicht vom Winde geknickt zu werden. Die untersten Teile des Sprosses dicht über dem Boden scheinen nun gerade am wenigsten druckfest zu sein, denn von peripherer Anordnung der verholzten Hadromteile ist nicht die Rede, hingegen liegen die Tracheïden in einer unregelmäßigen Figur dicht um das Zentrum. Für die erforderliche Biegungsfestigkeit sorgt dagegen das umliegende Gewebe. In einem Kreise rings um den Strang sondern die Zellen eine harzartige, braune Masse ab, und diese wird an die Wände wie die Versteifungsleisten im Collenchym angelagert (Taf. II, Fig. 8). Beim Schneiden schon merkt man, wie fest der Sproß durch diese eigenartigen Wandverdickungen wird. Wir haben ferner gesehen, daß höher hinauf der Querschnitt der verholzten Hadromteile radiär, sternförmig ist, und zwar stoßen die Sternstrahlen in der Mitte selten, in den oberen Teilen nie mehr zusammen (Fig. 8, 9). Wir können also auch nach Analogie mit den Lycopodien von radiär gestellten Platten reden. Und damit wäre auch die Frage schon gelöst; denn Psilotum wird durch diese Anordnung der Platten noch viel elastischer sein als die Lycopodien, weil es nach allen Seiten hin gleichmäßig gebaut ist, und es wird zugleich hervorragend torsionsfähig. Druckfestigkeit ist aber in den Teilen mit radiärem Bau auch vorhanden; die Platten bilden einen Zylinder mit geschlitzten Wänden, doch können die einzelnen Teile nicht nach außen oder innen ausweichen, sonst wäre es mit der Tragfähigkeit allerdings schlecht bestellt. Daß der Sklerenchymstrang in der Mitte den Zug vor allem auf sich nimmt, bedarf wohl keiner weiteren Erörterung. Es ist bekannt, daß z. B. Bast viel zugfester ist als Holz.

Ich möchte hier eine kurze Betrachtung über Bau und Zugfestig-

keit der Wurzeln bei höheren Pflanzen anfügen. Man sagt gewöhnlich, die Wurzel werde vorwiegend auf Zugfestigkeit beansprucht und werde diesen Anforderungen dadurch gerecht, daß sie ihre mechanischen Elemente in einen axilen Strang vereinigt führe. Doch dieser Strang selbst ist ja anfangs nicht geschlossen, sondern aus radiären Platten zusammengesetzt, und wird erst später durch sekundäre Bildungen wirklich zu einer funktionellen Einheit. Man darf eben nicht vergessen, daß die junge Wurzel in hohem Grade biegsam sein muß, da sie auf ihrem Wege im Erdboden Steine und andere Hindernisse durch scharfe Biegungen, manchmal wohl auch durch Torsionen, zu umgehen hat. Führte sie von Anfang an einen kompakten Kern mechanischer Elemente, so könnte sie das sicherlich nicht. Hat sie dann aber zur Arbeitsleistung ihre definitive Lage erreicht, dann bekommt sie einen Vollzylinder. Es ist nun auch zu verstehen, warum die Spitzen des Xylemsternes zuerst fertiggestellt werden und die festesten Elemente enthalten. Je weiter nämlich die festen Teile vom Zentrum des Zylinders entfernt sind, desto biegsamer und torsionsfähiger wird das Organ (vgl. Textfigur S. 130). Daß die zuletzt gebildeten, weitlumigen Gefäße die Zugfestigkeit der Wurzel sehr wesentlich vergrößern, dürfte zu bezweifeln sein. Auch werden nicht allein in den Pflanzen mit Dickenwachstum, deren oberirdischer Teil also einen stets wachsenden Zug auf die Wurzeln ausübt, die Teile zwischen den Sternstrahlen mit mechanischem Gewebe ausgefüllt, sondern auch bei Pflanzen, die nur wenig oder garnicht in die Dicke wachsen, z. B. bei Acorus calamus. Erfolgt die Ausfüllung nicht, so genügen eben die Strahlen allein, und alles übrige wäre Materialverschwendung. Das zwischen die Strahlen gebettete Leptom aber genießt einen guten Schutz zwischen den Holzlamellen. Hat sich die Wurzel erst mit einer festen Rinde oder einem dicken Parenchymmantel umgeben, dann kann das Leptom unbeschadet nach der Peripherie verschoben werden. Durch solche Lagerung des Phloems wird auch eine bedeutende Raumersparnis erzielt, die in einem unter der Erde kriechenden Organ gewiß nicht zu unterschätzen ist.

Ich halte demnach die radiäre Ausbildung des Hadroms in der Wurzel für eine sekundäre Auflösung eines Vollzylinders, die in der Jugend aus Gründen der Zweckmäßigkeit erfolgt. In älteren Wurzeln dagegen wird der phylogenetisch ursprüngliche Vollzylinder wieder hergestellt. Desgleichen ist wohl auch die Verlagerung des Leptoms nur eine sekundäre Erscheinung. Bei der Besprechung des Stammes der höheren Pflanzen werde ich noch einmal darauf zurückkommen müssen.

Wenden wir uns nun dem Assimilationssproß von Ophioglossum vulgatum zu. Er ist gegliedert in einen oberirdischen und in einen

unterirdischen Teil, das Rhizom. Letzteres stellt ein echtes Stammorgan dar, und es scheint das Wort „Rhizom“ überhaupt unglücklich gewählt zu sein, denn es erweckt sofort den Gedanken an „Wurzel“, mit der es doch funktionell nichts zu tun hat. Ein Stamm bleibt doch immer ein Stamm, ob er nun über oder unter der Erde, aufrecht oder kriechend, lebt. Den oberirdischen Abschnitt möchte ich nicht ein „Blatt“ nennen, wie bisher geschehen ist, sondern einen Flachsproß. Ich tue das nicht, weil ich mit Janchen[1]) den Flachsproß von Ophioglossum mit einem abgeflachten Assimilationssproß einer Lycopodiacee gleichsetzte, sondern weil ich beide, Farnwedel und Lycopodiumsproß, für wesensgleiche Organe halte. Sie scheinen uns nur so unähnlich, weil bei Ophioglossum die Dorsiventralität so scharf ausgeprägt ist, und es keine „Blätter“ hat wie Lycopodium.

Ein zweiter und nicht weniger triftiger Grund liegt für mich in der Entwicklung des Wedels aus dem Stamm. Der erste Sproß entsteht, wie Rostowzew richtig beobachtete, endogen in der Adventivknospe. Alle folgenden sollen exogen gebildet werden, und jeder soll nach seiner Auffassung von den Nebenblättern des voraufgehenden Sprosses eine schützende Kappe erhalten[2]). Ob wir hier aber überhaupt von Nebenblättern sprechen dürfen, läßt sich anzweifeln, und es ist kaum statthaft, zur Bekräftigung Bildungen anzuführen, die sich bei weit höher gegliederten Pflanzen, z. B. bei Liriodendron, finden. Ob wir mit Bruchmann[3]) die Kappe als eine Blattscheide des jeweilig voraufgehenden Sprosses auffassen dürfen, ist nicht weniger zweifelhaft. Jedenfalls hat bezüglich der Deutung noch keine Einigung erzielt werden können. Rückschlüsse von komplizierten Pflanzen auf einfache, vom Späteren auf das Frühere, wie Rostowzew sie macht, können sicherlich zu Irrtümern Anlaß geben. Wollen wir den Bau einer primitiven Pflanze verstehen, so dürfen wir zum Vergleich nur ihre Verwandten heranziehen, die ganze höhere Pflanzenwelt aber müssen wir uns als noch nicht entstanden denken.

Ich habe an ganz jungen Adventivknospen, bei denen der erste Sproß die Schutzhülle noch nicht durchbrochen hatte, beobachten können, daß auch der zweite Sproß endogen entstand. Es waren in diesen Knospen auch noch mehr Anlagen vorhanden, von denen zunächst nicht zu sagen ist, ob sie sich zu Sprossen oder Wurzeln entwickeln wollten, nur nach der Lage der Scheitelzelle in der Knospe nehme ich

---

[1]) Janchen, Mitteilungen d. naturwissenschaftl. Vereins a. d. Univ. Wien. IX. Jahrg., 1911.

[2]) Rostowzew im genannten Referat von Famintzin.

[3]) Bruchmann, Über die Prothallien und Keimpflanzen von Ophioglossum vulgatum. Botan. Ztg. 1904.

an, daß zwei von ihnen zu Sprossen bestimmt waren. Von einer Verbindung der einzelnen Anlagen unter einander durch Kanäle, wie sie in älteren Knospen vorhanden sind, war hier nichts zu finden. Ein circumscripter Sproßscheitel konnte nicht beobachtet werden.

Das erscheint zunächst sehr eigenartig, aber ich habe die Adventivknospen mit dem Mikrotom zu lückenlosen Serien von einigen Hundert Schnitten zerlegt und tingiert, sodaß ich also den ganzen inneren Bau sozusagen plastisch vor mir sehen konnte, und ein Beobachtungsfehler ausgeschlossen ist.

Wie soll man nun diese Erscheinung auffassen? Sie kann eine ursprüngliche Eigenschaft sein, sie kann aber auch sekundär durch Anpassung erworben sein; denn Ophioglossum ist eine Weidepflanze, steckt tief im Boden und bedarf für seine Sproßanlagen eines wirksamen Schutzes. So wäre es denkbar, daß die Sproßbildung in das Innere verlegt worden ist. Aber wenn wir auch das letztere annehmen, so wäre es dennoch ein Beweis für den primitiven Charakter von Ophioglossum. Auch höhere Pflanzen sind in derselben Lage wie dieses Farn, aber sie haben andere Mittel zum Schutze der jungen Sprosse gefunden in Form von Niederblättern und ähnlichem. Bei Ophioglossum divergieren offenbar die beiden Sproßsysteme hinsichtlich der Spezialisierung noch nicht so weit, daß nicht der Assimilationssproß die Entwicklungsgeschichte des Absorptionssprosses sich zu eigen machen könnte. Doch auf diese Fragen komme ich noch zurück. Ich will zunächst einmal die Entwicklung eines Sprosses schildern, so wie ich sie beobachten konnte.

Inmitten des Grundgewebes der Adventivknospe wird an einer, bestimmter Anordnung nicht unterworfenen Stelle in den höheren Partien eine Zelle im Wachstum bedeutend gefördert und wird zur Scheitelzelle des neuen Organes. Durch ihre Teilungen entsteht ein Komplex kleiner, stark färbbarer Zellen, der mit dem Leitstrang durch einen Procambiumstrang in Verbindung steht; auch dieser hebt sich durch stärkere Tinktion von dem umliegenden Gewebe deutlich ab. Allmählich — es dauert nach Rostowzew einige Jahre — geht die Scheitelzelle in der Bildung neuer Zellen auf, und der entstandene Komplex nimmt Kegelgestalt an (Taf. I, Fig. 8 u. 9). Vor der nach oben gerichteten Spitze des Kegels werden die zunächst liegenden Zellen des Grundgewebes aufgelöst, um dem neuen Organ Platz zu schaffen. Man erkennt das deutlich an der unregelmäßigen Tinktion des Plasma sowie des Kernes, und häufig ragen dann ganz deformierte Zellen in den entstehenden Hohlraum hinein. In den etwas weiter entfernten Zellen aber treten Teilungen auf, die Schichten wachsen mit dem jungen Sproß und bilden um ihn eine schützende spitze Kappe. Diese ist also im vorliegenden Falle eine einheitliche Bildung

und kann nicht ohne weiteres als Verwachsungsprodukt der Nebenblätter oder als Blattscheide des ersten Sprosses gedeutet werden. Die Kappe kann häufig dem Wachstum des Sprosses nicht gleichen Schritt halten, denn dieser wächst auch in seinem Umfang, und so schnell kann die Umgebung durch Auflösung von Zellen, die ja auch nur bis zu einem gewissen Grade möglich ist, nicht folgen. Es entsteht dann eine Spannung im Gewebe, und die Kappe bekommt an der schwächsten Stelle einen Riß (Taf. I, Fig. 8 u. 9). Dieser kann natürlich bei fortgesetztem Wachstum des Sprosses bis in den Hohlraum des voraufgehenden durchbrechen. Ob der Riß mit dem in älteren Knospen von Sproß zu Sproß laufenden Kanal identisch ist, kann ich mit Bestimmtheit nicht sagen; möglich ist es immerhin. Vielleicht tritt auch eine Änderung der Bildungsweise ein, sobald sich erst ein bestimmter Sproßscheitel in der Adventivknospe differenziert hat. Es bleibt aber zu betonen, daß der in Rede stehende Sproß sich mitten im Grundgewebe bildete und mit der Außenwelt nicht in Verbindung stand. Darauf kommt es vor allen Dingen an.

An dem Sproßkegel tritt nun eine weitere Differenzierung ein. Er bekommt an der nach innen gelegenen Seite eine längs verlaufende Rille, und diese entwickelt sich später zur Oberseite des Flachsprosses. In der Tiefe der Rille liegt eine Längsreihe von Zellen — ihre Zahl ist nicht genau feststellbar, da sie je nach dem Stadium verschieden ist, — die, ähnlich wie zweiseitige Scheitelzellen nach rechts und links, sowie nach rückwärts Segmente abgeben. Die seitlich abgegliederten Zellen bilden die Wälle der Rille. Diese Zellen teilen sich wiederum, und so wird beim fortschreitenden Wachstum des Flachsprosses die Rille immer tiefer, während sich die Flügel spiralig über sie biegen (Taf. I, Fig. 3—5). Die ältesten Zellen, erkennbar an Größe und Tinktion, liegen in den äußeren Partien; sie bilden die Unterseite des Flachsprosses. Nach dem Stiel zu, dessen Streckung bekanntlich erst zuletzt erfolgt, wird die Rille wieder seichter. Hier geht das Organ in einen kompakten zylindrischen Körper über. Schon von der ganz jungen Anlage ab ist im Inneren des Sprosses der später sich verzweigende Procambiumstrang erkennbar (Taf. I, Fig. 8). Auf einem ungefärbten Freihandschnitt ist er allerdings kaum zu sehen, denn seine Zellen sind nur ein wenig mehr in die Länge gestreckt als die anderen. Auf mit Fuchsin tingierten Präparaten aber hebt er sich tief rot gefärbt im Längsschnitt als Band, im Querschnitt als Scheibe ab.

Mag man nun sagen: der Wedel von Ophioglossum entsteht endogen, oder: die Bildung des ursprünglich exogenen Wedels ist sekundär ins Innere verlegt worden, an der Tatsache, daß mindestens ein Wedel, im vorliegenden Falle zwei oder gar mehrere, aus der Adventivknospe endogen hervorgehen, wird dadurch nichts geändert.

Gleichzeitig ergibt sich aber, daß das sogenannte Blatt von Ophioglossum kein Blatt sein kann. Um nun biesem Gebilde, das ich vorläufig als Flachsproß bezeichnet habe, näher zu kommen, müssen wir die Definitionen von Blatt und Sproß revidieren.

Ein Blatt ist eine sekundäre Bildung zur Vergrößerung der assimilierenden Fläche des Sprosses, und diesem nicht wesensgleich; es ist seiner Entwicklungsgeschichte nach eine Wucherung der äußeren Gewebspartien und muß darum stets exogen sein. An sich bedarf das Blatt weder eigener Leitstränge noch des Anschlusses an das Leitsystem des Sprosses; erst bei entsprechender Größenzunahme und Leistungsfähigkeit wird beides zur Notwendigkeit. Dem gegenüber steht die Erweiterung des Pflanzenkörpers auf primärem Wege durch dem Sproß wesensgleiche Bildungen, also eine Verzweigung oder eine Entwicklung neuer Sprosse, mögen sie nun beblättert oder blattlos sein. Mit einer solchen Bildung haben wir es bei Ophioglossum zu tun. Ein oberirdischer Sproß trägt von vornherein die Aufgabe der Assimilation in sich. Da nun der Ophioglossumsproß nicht die Fähigkeit hat, seine Oberfläche zwecks besserer Lichtausnützung durch Blätter zu vergrößern, so flacht er sich ab, und deshalb gebührt ihm auch der Name Flachsproß.

Damit scheint wieder die endogene Entstehung nicht übereinzustimmen, denn Flachsprosse bilden sich allgemein exogen. Wir dürfen jedoch nicht vergessen, daß sie bei höheren Pflanzen sekundäre Bildungen sind, die im Zusammenhang mit einer Reduktion der Blattflächen entstehen. Davon ist bei Ophioglossum nicht die Rede; hier ist der Flachsproß etwas ursprüngliches. Es ist ja im Prinzip ganz gleichgültig, ob ein Sproß (im Sinne unserer Definition) endogen oder exogen entsteht. Entscheidend dafür dürfte sein, wo das Seitenglied am leichtesten mit dem Leitsystem des Traggliedes in Verbindung gesetzt werden kann. Das wird bei Wurzeln mit ihren axilen Leitbündeln mehr in der Tiefe der Fall sein, als bei Sprossen, die ihre Bündel der Peripherie genähert führen. Doch lassen sich auch Ausnahmen von dieser, wohl erst durch die Praxis fixierten Regel denken, und dann versagen unsere enggefaßten Definitionen wie bei den exogenen Wurzelträgern der Selaginellen[1]).

Nun wäre der Stamm von Ophioglossum vulgatum, das sogenannte Rhizom, zu besprechen. Es ist nicht ein einheitliches Organ, sondern ein Verwachsungsprodukt, gebildet aus den einzelnen Flachsprossen und der zu jedem gehörigen Wurzel. Das ist sehr leicht zu erkennen. Holle[2]) hat beobachtet, daß zu jedem Flachsproß im Prinzip eine

[1]) Vgl. Goebel, l. c. Aufl. 2, 1913, S. 70.

[2]) Holle, Über Bau und Entwicklung der Vegetationsorgane von Ophioglossum. Botan. Ztg. 1875.

Wurzel gehört, und auf das Bauprinzip kommt es eigentlich nur an. Daß die Pflanze sich sklavisch daran binde und keine Abweichungen ihr gestattet seien, können wir nicht verlangen. Von der Keimpflanze an können wir diesen Bau bei Ophioglossum verfolgen. Dem ersten Flachsproß des Keimlings entspricht die erste Wurzel; entsteht dann der zweite, so folgt auch die zweite Wurzel, und so geht es fort. Jede folgende Anlage steht mit der voraufgehenden durch einen Leitstrang in Verbindung, und das ist auch durchaus notwendig, denn wie sollten sonst den jungen Sprossen, die sich noch nicht selbst ernähren können, die nötigen Baustoffe zugeleitet werden. Auf diese Weise entsteht jene bekannte netzförmige Anordnung der Leitstränge. Das Stück, in dem sich die Sprosse zum gemeinsamen Stammkörper verbinden, ist jedesmal recht kurz; die neuen Wurzeln zweigen zwischen und über den Ansatzstellen der alten Flachsprosse ab. Jeder Flachsproß bildet mit seiner Wurzel eine Einheit, oder wenn ich so sagen darf, eine Pflanze für sich, und sie vereinigen sich zu dem Stamme, der mithin einen Verband von Einzelsprossen darstellt.

Bei einer Adventivknospe — und die Mehrzahl der zutage tretenden Flachsprosse entstammen Adventivknospen — ist nur der Beginn der Stammbildung anders, später ist kein Unterschied mehr. Das verholzte Gewebe bildet hier in seinen untersten Teilen einen Körper in Form eines umgekehrten Hohlkegels, der mit der Spitze auf dem Holzteil der Wurzel aufsitzt und sich nach oben in einzelne Stränge auflöst. Dem Kegel liegt außen das Leptom an, sein Inneres ist mit Grundgewebe erfüllt. Der Kegelmantel ist vollkommen geschlossen, wie Holle und Hofmeister beschrieben haben[1]), und zwar schon in ganz jungen Knospen, deren erstes Blatt sich noch nicht vollständig entwickelt hatte und deren Hadrom noch nicht verholzt war (Taf. I, Fig. 6 u. 7). Rostowzew[2]) behauptet zwar, daß die Tracheïden nie einen geschlossenen Ring bilden; er hat wahrscheinlich nicht nahe genug an der Stammwurzel der Knospe geschnitten und darum nur Querschnitte erhalten, auf denen der Ring bereits aufgelöst war. Ich gebe zu, daß sich im Ring manchmal auch eine unverholzte Zelle befinden kann.

Die Adventivknospenbildung wird wohl eine erworbene Eigenschaft von Ophioglossum sein, denn die eigentliche Fortpflanzung ist doch die auf generativem Wege, während die vegetative Verbreitung nur ein Hilfsmittel darstellt. Wenn wir deshalb die Stammbildung im Typus studieren wollen, müssen wir von der Keimpflanze ausgehen.

---

[1]) Holle, l. c., Hofmeister, Über die Ophioglosseen. Abhandl. d. sächs. Ges. d. Wiss. II, 1852.

[2]) Rostowzew im genannten Referat.

Wenn ich nun noch einmal kurz zusammenfassen darf, so können wir sagen, daß es für den Bau der Leitstränge keine bestimmten Normen gibt. Es bestehen viele Bauprinzipien mit mancherlei Variationen; sie sind für eine Pflanzenart ausreichend hinsichtlich ihrer Vegetationsverhältnisse und werden darum in dieser einen Art typisch und immer stärker ausgeprägt. Das sind Arten, die feinste Spezialisierung ihrer Organe erhalten und eine feste, unveränderliche Form annehmen. Ihnen gegenüber aber gibt es sehr wenige, die anfänglich nur Variationen darstellen, die jedoch entwicklungsfähig sind und in denen die Möglichkeit für eine Umgestaltung des ganzen Pflanzenkörpers gegeben ist.

Was ich anstrebe, wird nun vor der Hand noch nicht durchweg klar sein. Denn ich habe bisher nur die alten Vorstellungen, die wir an der Hand des üblichen Schemas gewonnen hatten, als unhaltbar zu charakterisieren versucht. Nunmehr gilt es ein neues Bild zu entwerfen, und dazu soll der folgende Abschnitt beitragen.

Wir kommen zu der Frage, wie das Vorangegangene für die Stammesgeschichte zu verwerten ist. Ich gehe bei der Beantwortung von der Phylogenie der leitenden und stützenden Elemente aus; denn ohne eine ausreichende Fortbildung dieser Teile kann auch keine Weiterentwicklung der Landpflanzen erfolgen, gleichgültig, ob es sich nur um eine Vergrößerung oder auch um eine Ausgestaltung ihres ganzen Körpers handelt.

Die Gesamtheit der leitenden Elemente wollen wir wegen ihrer doppelten Funktion eine Leitsäule nennen. Dieser Ausdruck scheint zunächst mit der Stele ganz übereinzustimmen. Der Unterschied liegt darin, daß in die Stele auch die Scheiden der leitenden Teile eingerechnet sind; diese lassen wir dagegen unberücksichtigt, weil sie eine sekundäre Bildung darstellen, die zum Schutze des primären Hadroms und Leptoms erst geschaffen wurde, woher wohl auch ihre verschiedene Ausbildung in den einzelnen Gruppen stammt. Wenn wir aber irgendwo innere Zusammenhänge feststellen wollen, so müssen wir von dem ausgehen, was zuerst da war, und das ist in unserem Falle Hadrom und Leptom, die Leitsäule. Freilich ist auch die Stützung erst sekundär auf das Hadrom übergegangen — es sei auf die besprochenen Verhältnisse bei den Moosen verwiesen — es handelt sich hier aber um eine notwendige Folge des Baues, insofern als die ursprüngliche Funktion des Hadrom schon Wandaussteifungen unerläßlich machte, die, einmal vorhanden, auch zur Übernahme der Stützfunktion geeignet waren. Eine Scheide dagegen ist wohl sehr nützlich, aber nicht unbedingt notwendig.

Sind wir uns über den Begriff der Leitsäule klar geworden, dann fällt uns sofort ein grundlegender Unterschied im Stammbau der ein-

zelnen Pteridophyten-Gruppen auf: die Lycopodiaceen haben im Stamm nur eine Leitsäule, Ophioglossum dagegen viele. Bei den Lycopodiaceen und ihren Verwandten zieht sich ein einziger leitender Strang von der äußersten Wurzelspitze bis zum Sproßscheitel, wenn er auch während dieses Laufes mannigfache Ausbildung erhält. Er macht alle Verzweigungen mit, bleibt aber dabei stets eine Einheit, die dem Strang im unverzweigten Körper wesensgleich ist. Ganz anders verhält sich Ophioglossum. In den Wurzeln ist nur ein Strang vorhanden, im Stamm eine Vielzahl und in den unteren Teilen der Flachsprosse wieder nur einer; das heißt: der Stamm ist ein zusammengesetztes Gebilde, die Sprosse vereinigen sich auf eine Strecke, um dann wieder selbständig zu werden. Der Stamm ist hier eine Vielheit von Leitsäulen, und das Leitsystem der Sprosse ist nach der Abzweigung dem des Stammes nicht wesensgleich. Im Flachsproß selbst findet wiederum eine Teilung der Leitsäule statt, der der Sproß äußerlich im Gegensatz zu den Lycopodiaceen nicht folgt, und die Verzweigung muß infolge der Abflachung eintreten, damit die Stoffzufuhr und Ableitung in ausreichender Weise vor sich gehen kann. Aber jedesmal ist die verzweigte Leitsäule der unverzweigten wesensgleich, es sind lauter gleichwertige Einheiten, nicht Teile einer Einheit oder Einzelstücke einer Vielheit.

Ophioglossum besitzt nicht die Fähigkeit einer direkten Stammbildung, wie Lycopodium sie hat, es baut seinen Stamm aus einzelnen Sproßstücken auf. Und wie Ophioglossum verhalten sich die Filicales insgesamt mit nur wenigen Ausnahmen. Es ist längst ausgesprochen worden, daß die Farne polystelisch sind, also viele Leitsäulen haben, aber sie sind es nicht darum, weil sich eine Leitsäule verzweigt hätte, sondern weil sich viele Sprosse mit ursprünglich je einer Leitsäule zu einem äußerlich einheitlichen Stamme vereinigt haben. Darauf werden wir an späterer Stelle noch näher eingehen müssen.

Wo ist nun die Verbindung zwischen den Farnen und den Lycopodiaceen? Es lohnt sich wohl, auf diese Frage einmal einzugehen. Sind die einen von den anderen irgendwie abzuleiten? Direkt freilich nicht. Ich glaube aber, daß uns der Protokorm der Lycopodiales in dieser Schwierigkeit helfen kann. Es ist nicht das erste Mal, daß er zur Verknüpfung der genannten Arten herangezogen wird, schon Treub[1]) hat es versucht. Er ist aber nicht durchgedrungen, sondern Goebel und Lotsy[2]) haben versucht, diese Ansicht endgültig zu widerlegen, indem sie den Protokorm für ein sekundär durch An-

---

[1]) Vgl. Goebel, l. c. Aufl. 1, S. 439, u. Lotsy, l. c. II, S. 428.
[2]) Goebel, l. c. Aufl. 2, S. 382, u. Lotsy, l. c.

passung erworbenes Organ erklären. Ich bin zwar auch der Meinung, daß Anpassung den Protokorm schon umgestaltet hat, wie wir etwas Ursprüngliches vielleicht nirgends mehr besitzen, und ich habe das bei Phylloglossum schon selbst betont. Seine Knöllchenbildung ist hier vor allen Dingen zu nennen, wenn ich mich auch nicht mit deren Vergleich mit den Knollen mancher Orchideen einverstanden erklären kann, der bei einigen Autoren zu finden ist[1]). Es gilt hier dasselbe, was ich über den Vergleich der Knospenhüllen von Liriodendron mit denen von Ophioglossum gesagt habe. Ein Nachweis der Anpassung für den Protokorm von Lycopodium cernuum ist auch nicht erbracht worden. Man kann im Protokorm sehr wohl ein primäres Gebilde sehen, aus dem durch bestimmte Entwicklung einzelner Teile einerseits die Lycopodiales, andrerseits die Filicales hervorgegangen sein können. Und das können wir uns folgendermaßen vorstellen.

Der normale Vegetationskörper von Phylloglossum besteht nur aus dem Protokorm — die Knöllchenbildung lassen wir als Anpassung ganz fort. Erst wenn die Pflanze zur Fortpflanzung reif ist, wird ein Sporenträger gebildet, der die Sporenkapseln und einige Blättchen trägt. Daß die Blättchen nicht als Sporophylle aufgefaßt werden müssen, ist längst nachgewiesen[2]). Es sind reine Assimilationsorgane. Der Sporenträger ist einem Lycopodium-Pflänzchen sehr ähnlich, er ist gewissermaßen ein primitiver Lycopodiumsproß. Wir brauchen uns nur den Protokorm fort zu denken, den Sporenträger sich dichotomisch verzweigen und noch mehr Blättchen treiben zu lassen, entsprechend der fortgefallenen Tätigkeit der Protophylle, um eine vollständige Lycopodiacee vor uns zu haben. Und dieser Vorgang ist nicht allein auf unsere Phantasie beschränkt, er ist tatsächlich vorhanden bei Lycopodium cernuum. Hier besteht der Protokorm nur in der Jugend. Aus ihm entwickelt sich der anfangs sehr einfache und wenig-blättrige Lycopodiumsproß, und indem er größer wird und die Assimilation selbst übernimmt, verschwindet der Protokorm. Bei anderen Lycopodiales kommt er gar nicht mehr zur Entwicklung, weil die Pflanze, der ursprüngliche Sporenträger, selbständig genug geworden ist, um ihn entbehren zu können.

Wir hätten hier also eine geschlossene Reihe. Die erste Stufe nimmt Phylloglossum ein mit dauerndem Protokorm und Ansatz zur Selbständigkeit beim Sporenträger, ausgeprägt durch dessen wenige Blättchen. Auf der zweiten Stufe stehen die Formen, bei denen der Protokorm im Schwinden begriffen ist und nur in der Jugend noch den bereits selbständigen Lycopodiumsproß ernährt. Die dritte Stufe

[1]) Goebel, l. c., u. Mettenius, Botan. Ztg. 1867, S. 97 ff.
[2]) Lotsy, l. c. II, S 414.

endlich nehmen die protokormlosen Lycopodiales ein, die infolge höchster Organisation des Protokorms nicht mehr bedürfen.

Diese Reihe ist ganz zwanglos. Für die Fortpflanzung zu sorgen, also im vorliegenden Falle Sporen zu bilden, ist die Aufgabe der Pflanze. Wenn nun ein bestimmter Teil von ihr für diesen Zweck besonders ausgestaltet wird, und wenn dieser so beschaffen ist, daß durch seine weitere Entwicklung die Pflanze Vorteil für die Fortpflanzung hat, so braucht schließlich nur noch der sporentragende Sproßteil zur Ausbildung zu gelangen und alles übrige kann fortfallen. Analogen Fällen, in denen überflüssig gewordene Glieder unterdrückt werden, begegnen wir häufig im Pflanzenreiche.

Nun lassen wir einmal die Bildung eines besonderen Sporenträgers am Protokorm unterbleiben. Das können wir ruhig tun, denn zwingende Gründe für die Entwicklung eines solchen sind nicht vorhanden. Dann bleibt den Assimilationssprossen des Protokorm — denn auch er steht noch auf viel zu niedriger Stufe, um echte Blätter zu haben — nichts weiter übrig, als selbst die Sporen zu bilden; und damit hätten wir schon ein primitives Farn.

Daraus würde nun folgen, daß die Wedel der Farne alle Flachsprosse seien. Und ich bin wirklich dieser Meinung; ich halte einen Flachsproß der Farne dem beblätterten Sproß der Lycopodiaceen für wesensgleich. Die ganzen Vegetationserscheinungen der Farnpflanzen lassen sich von dieser Auffassung aus viel leichter und ungezwungener erklären. Es sei nur erinnert an die mit dauerndem Wachstum begabten „Blätter“ von Lygodium, an die Knospenbildung an Farnblättern[1]), wie auch daran, daß bei einigen Formen der Wurzelscheitel direkt in einen Sproßscheitel übergeführt werden kann[2]). Wucherungen der Oberfläche entsprechend den Blättchen der Lycopodiales besitzen die Farne aber auch, nur haben sie niemals die Assimilation übernommen; es sind die Schüppchen, die fast bei allen Farnen zu finden sind.

Von unserer hypothetischen primitiven Farnpflanze gehen wir jetzt weiter. Der Typus, bei dem der Flachsproß zugleich assimiliert und Sporen trägt, ist vorherrschend geblieben. Eine Modifikation erhielt der anfangs einfache, lanzettliche Flachsproß dadurch, daß er sich in einzelne Abschnitte teilte, wie z. B. bei Botrychium, oder daß er sich verzweigte und zwar zunächst dichotomisch, ähnlich wie die Lycopodiales. Mit der Verzweigung aber war gleichzeitig eine wahrscheinlich zweckmäßige Arbeitsteilung gegeben, indem der eine Teil des Flachsprosses die Assimilation, der andere die Sporenproduktion übernahm. So

[1]) Lotsy, l. c. II, S. 610, u. Goebel, l. c. Aufl. 2, S. 118 u. 85.

[2]) Sadebeck in Engler-Prantl, l. c. I. 4, S. 63.

finden wir es in ziemlich einfacher Weise bei Ophioglossum und Botrychium; bei höheren Formen werden dann die Verhältnisse komplizierter und weniger klar. Bei ihnen werden nämlich viele Flachsprosse zur Assimilation gleichzeitig gebildet, sodaß einer in der Sporenbildung ganz aufgehen kann, und die dichotomische Verzweigung wird außerdem allmählich ganz verwischt[1]).

Es soll natürlich mit dem Vorausgegangenen nicht gesagt sein, Phylloglossum sei der Ursprung der ganzen höheren Pflanzenwelt, sondern irgend eine Lycopodiophytenart mit ähnlichen, vielleicht noch primitiveren Eigenschaften. Erhalten ist sie uns jedenfalls nicht. Bewußt bin ich mir immer, daß ich den bestehenden Hypothesen nur eine hinzugefügt habe, aber solange die Stammesgeschichte nicht einwandfrei festgestellt ist, bildet jeder neue, annehmbare Erklärungsversuch neben den alten einen Weg zur Erkenntnis.

Ich möchte nun im folgenden der Einfachheit und des besseren Verständnisses halber die ganze Reihe der von den Farnen abstammenden Pflanzen, die Pteridognaten und die auf die Lycopodiales sich gründenden, die Lycopodiognaten, nennen.

Wir wenden uns zuerst den Pteridognaten zu und beginnen bei den Filicales. Es sei mir jedoch erlaubt, hier und da einmal vergleichsweise Lycopodiaceen und ihre Verwandten anzuführen; das Verständnis wird dadurch bedeutend erleichtert.

Die Farne haben, wie gesagt, nicht die Fähigkeit, ihre Flachsprosse so auszugestalten, daß sie für sich allein größere Dimensionen annehmen, wie etwa die Lepidophyten, auch wenn sie bereits Dickenwachstum besitzen. Der Grund dafür ist in folgendem zu suchen. Die Lycopodiophyten haben durch die Entwicklung der kleinen Schuppenblätter ein neues Mittel zur Vergrößerung der Oberfläche gefunden. Die Blätter übernehmen die Assimilation, der Sproß die Stützung. Er wird durch die Blätter mechanisch nicht übermäßig in Anspruch genommen, zumal die Belastung allseitig ziemlich gleichmäßig ist, und so können mit diesem Bauprinzip größere Höhen ohne Gefahr erreicht werden. Die Farne dagegen können ihren Flachsproß immer nur in einer Ebene vergrößern. Zwar findet bei ihnen auch eine Gliederung in speziell assimilierende und stützende Teile statt, aber immer bewahrt das Organ seine Flächengestalt. Die Ausbreitung in diesem Sinne ist zwar durchaus möglich, — und es gibt sehr ansehnliche Farnwedel — aber sie hat ihre Grenzen; ein freistehender Wedel von mehreren Metern Länge und Breite ist unmöglich. Auch wenn wir ihm alle Hilfsmittel der Statik zubilligen, er würde beim

[1]) Potonié, Grundlinien der Pflanzenmorphologie, S. 99 ff.

ersten starken Winde, beim ersten heftigen Regenfall schweren Schaden erleiden. Man sieht, daß jedes Bauprinzip und jedes Material nur innerhalb gewisser Grenzen verwendbar ist.

Die Farne mußten also, um bei der Höhenkonkurrenz von ihren Mitgewächsen nicht überflügelt und unterdrückt zu werden, einen anderen Weg zum Höhenwachstum einschlagen. Und diesen haben sie gefunden in der Stammbildung aus Elementen der Flachsprosse nach dem Prinzip, das wir bei Ophioglossum in seinen Anfängen beobachtet haben. Allerdings nicht ohne Ausnahme; es gibt eine kleine Anzahl, die den Flachsproß nach dem Lycopodien-Typus vergrößert haben. Es sind die Farne, in deren Stamm nur eine Leitsäule zu finden ist. Aber wir müssen hier mit Vorsicht vorgehen, bedeutet es doch einen großen Unterschied, ob die Leitsäule primär einheitlich ist, oder ob sie ein Verschmelzungsprodukt von vielen Einzelsäulen darstellt. Die Farne mit nur einer Leitsäule haben sich nicht entwicklungsfähig erwiesen; sie sind sämtlich kleine Formen, die sich niemals zu Baumhöhe erheben. Der Ophioglossum-Typus ist herrschend geworden, von ihm aus kommen wir auch hinsichtlich der Phylogenese weiter.

Solange die Farne noch kein dauerndes Dickenwachstum besaßen, war es gleichgültig, ob das Hadrom zentrisch oder exzentrisch lag. An Ophioglossum haben wir gesehen, daß die eine Bauart in die andere übergehen kann. Die Leitsäule mit zentrischem Hadrom ist allerdings sehr bevorzugt worden. Den Grund dafür vermag ich nicht anzugeben, weil ich mich nicht näher mit der Lösung dieser Frage beschäftigt habe, denn ich glaube, daß daraus keine wesentliche Förderung für die Stammesgeschichte zu erwarten ist. Etwas anderes aber ist weit wichtiger. Schon bei Ophioglossum beginnt die Leitsäule sich zu teilen in den sich abflachenden Teilen des Sprosses. Bei größeren Formen nun geht die Spaltung viel tiefer herab, so daß schließlich die ursprüngliche Einzahl der Leitsäule gar nicht mehr in Erscheinung tritt. Es mag wohl praktischer so gewesen sein. Die Natur arbeitet überhaupt nach dem Prinzip, daß bei einer Vergrößerung des Pflanzenkörpers die leitenden Elemente nicht entsprechend größer und weiter werden, sondern nur bis zu einer gewissen Grenze, dann werden neue, kleine Elemente gebildet. Aber gleichviel, ob im Flachsproß eine einheitliche oder eine geteilte Leitsäule vorliegt, der Stammbau wird dadurch nicht beeinflußt. Mag er als Rhizom mit entsprechenden Sondereigenschaften unter der Erde kriechen oder sich frei in die Luft erheben, immer setzt er sich zusammen aus Sproßstücken, erkenntlich an den Ansatzstellen der Flachsprosse, den „Blattbasen“.

Die Länge des Stückes, für das sich die Sprosse vereinigen, kann

sehr schwankend sein, je nach der Art. Bei Ophioglossum z. B. ist es sehr kurz, bei einigen Baumfarnen recht lang. Und wenn ein höherer Stamm entstehen sollte, mußte es auch so sein, daß nämlich Wurzelbildung vorzugsweise an das untere, die Entwicklung der Flachsprosse an das obere Stammende gebunden wurde, daß also bestimmte Bildungspole entstanden. Dadurch wird der anfänglich lose Zusammenhang der Sprosse immer fester und der Stamm immer einheitlicher. Hier ließen sich viele Beispiele anführen. Die unter der Erde wagerecht kriechenden Stämme brauchen auch längere Vereinigungsstücke, denn, säßen die Flachsprosse zu dicht beieinander, so würden sie sich gegenseitig stören. Man kann sich das leicht vorstellen, indem man sich ein ursprünglich aufrechtes Farn denkt, aber mit wagerechtem Stamm und lotrechten Wedeln. Ferner wird in solchen Fällen der Stamm meist dorsiventral, die Wedel rücken an die Seiten und entwickeln sich abwechselnd rechts und links.

Ein großer Mangel macht sich an einem sonst noch so vollkommenen Baumfarn doch sehr nachteilig geltend, das ist das Fehlen eines dauernden Dickenwachstums. Das wenig standhafte Grundgewebe fault aus, die Leitsäulen stehen nun in einem hohlen Raum als Maschenwerk, sie werden trotz der Schutzschicht doch endlich von der Fäulnis erreicht und auch ohne das mit der Zeit zur Leitung unbrauchbar. Da helfen sich denn die Baumfarne zum Teil so, daß an den Wedelbasen neue Wurzeln entstehen und an der Außenseite des Stammes herab zu Boden wachsen. Aber auch das ist nur ein Notbehelf, einmal tritt doch der Zeitpunkt ein, wo der stützende Stamm nicht mehr aushält, dann bricht das Baumfarn in sich zusammen und ist verloren.

Ihnen gegenüber haben andere Farne in dem dauernden Dickenwachstum eine sehr vorteilhafte Erfindung gemacht und sind damit die Stammeltern neuer Pflanzenarten geworden. Dickenwachstum für sich allein ist gar nichts so ungewöhnliches; wir haben in den Leitsäulen vieler Pflanzen, z. B. bei Ophioglossum, ein Meristem, das einerseits Leptom, andrerseits Hadrom bildet. Aber der Vorgang dauert nur eine kurze Zeit, bis alle Meristemzellen sich spezialisiert haben. Der große Fortschritt liegt darin, daß das Meristem nicht erschöpft wird, daß fortgesetzt auch neue Meristemzellen entstehen, die sich während des ganzen Lebens der Pflanze in Elemente der Leitsäule umbilden.

Die um die Leitsäulen verlaufenden Scheiden müssen nun aber bis zu einem bestimmten Maße fortfallen, und so geht das geschlossene Gefäßbündel des Schemas in ein offenes über.

Das dauernde Dickenwachstum wird natürlich nicht plötzlich eingetreten sein, sondern die Tätigkeit der Meristemzellen wird bei der

einen Form kürzere, bei der anderen längere Zeit angehalten haben, bis es einmal für die ganze Dauer der Lebenszeit nicht mehr aufhörte. Man sollte einmal fossile Farne daraufhin untersuchen, soweit das möglich ist.

Bei dauerndem Dickenwachstum fällt es nun schon mehr ins Gewicht, ob wir es mit Leitbündeln mit zentrischem oder mit exzentrischem Hadrom zu tun haben. Von beiden Typen aus ist die Entwicklung weiter gegangen, und es zeigt sich das Bestreben, das Maschenwerk aus Einzelsäulen in einen festen Stammkörper umzuwandeln. Wie die Anlagerung neuer Elemente bei den zwei Bautypen erfolgt, ist ohne weiteres klar und an sich ziemlich belanglos, aber der Erfolg ist für den Stammbau ein wesentlich verschiedener. Die Formen mit exzentrischem Hadrom hatten es viel leichter, sich eine solide Stütze zu verschaffen; die anderen konnten nur auf Umwegen zum gleichen Ziel gelangen.

Wenn in einem Stamme die peripher in einem unterbrochenen Ring angeordneten Leitsäulen, deren Hadromteile sämtlich nach der Stamm-Mitte zu orientieren sind, anhaltend wachsen, so dauert es garnicht lange, bis die Leitsäulen sich seitlich berühren und nur einen schmalen Streifen von Grundgewebe zwischen sich lassen. Denn die Umwandlung des Meristems erfolgt nicht lediglich auf der von Anfang an vorhandenen Basis — dann würde sie ja nur auf sehr kurze Kreisabschnitte beschränkt bleiben — sondern das Meristem nimmt auch seitlich an Ausdehnung zu und es tritt sogar in manchen Fällen eine Auffaserung der Zellreihen des Hadroms ein. Dieser Typus wird ungefähr von Lyginodendron vertreten. Wir finden hier schon einen der Einheitlichkeit sich stark nähernden Stamm und zugleich kommen wir auch in die Reihe der Pflanzen, die den Übergang von den Filices zu den Cycadeen bilden.

Bei den Formen mit konzentrisch gebauter Leitsäule tritt nun gleichfalls dauerndes Dickenwachstum ein nach außen, zugleich aber auch nach innen, und das ist dem Stammbau natürlich durchaus nicht förderlich. Doch auch diese Pflanzen gelangen ans Ziel, indem die Leitsäulen zunächst seitlich teilweise verschmelzen und dann das nach innen wachsende Meristem allmählich unterdrückt wird. Von diesem Typus sind uns fast alle Übergänge erhalten geblieben. Potonié hat diese Farnpflanzen eingehend auf die erwähnten Erscheinungen hin behandelt[1]).

Das Endresultat ist in beiden Fällen das gleiche, ein fester Holzring mit mehr oder weniger schmalen Markstrahlen zwischen den Zellreihen. Es ist ganz unmöglich, die urspünglichen Leitsäulen noch

[1]) Potonié in Engler-Prantl, l. c. I. 4, S. 781 ff.

wiederzuerkenen. So finden wir die Verhältnisse bei den Cycadaceen. Auf die polyxylen Formen unter ihnen brauche ich nicht weiter einzugehen, sie haben durch Potonié Erklärung gefunden[1]).

Waren um die ursprünglich getrennten Leitsäulen Scheiden vorhanden, so sind sie, wie erwähnt, durch das Einsetzen des Dickenwachstums zum Teil aufgelöst worden. Wenn die Leitsäulen miteinander verschmolzen, dann mußten die nach außen gelegenen Scheidenstücke dasselbe tun, wenn sie noch weiter ausreichend schützend wirken sollten. Stücke, die in das Stamminnere gerieten, waren hier natürlich unnötig und sind darum verschwunden. So ist die Entstehung des Perizykels bei den höheren Pteridognaten zu denken, falls er überhaupt vorhanden ist. Großen Wert messe ich diesen Bildungen aus den an früherer Stelle genannten Gründen nicht bei.

Eigenartig ist das Auftreten von Adventivleitsträngen im Grundgewebskörper bei vielen Pteridognaten. Sie kommen bei den Filices in geringer Zahl vor, nehmen zu bei den Cycadofilices und sind bei den Cycadales in großer Menge vorhanden. Ob es sich um vollkommene Neubildungen oder nur um abgefaserte Stücke der Leitsäulen handelt, ist vorderhand noch nicht zu entscheiden. Das wird auch mit Schwierigkeiten verknüpft sein, denn selbst wenn es Neubildungen sind, müssen die Stränge doch immer mit den Leitsäulen in Verbindung stehen. Wie dem aber auch sei, die Tatsache bleibt bestehen, daß die Adventivstränge an der Stoffleitung stark beteiligt sind; so nehmen z. B. bei den Cycadeen die Blattbündel von ihnen den Ursprung und durchdringen den Holzkörper[2]). Es scheint fast so, als ob hier eine Arbeitsteilung einträte, als ob das eine System vor allem die Stützung, das andere die Leitung übernehmen sollte.

Hier haben die Pteridognaten das Ende ihrer Entwicklung erreicht. Man sollte die Cycadales von den Gymnospermen ablösen und dieser Reihe zuweisen, und vielleicht werden auch noch andere Gruppen hierher gehören. Eine Untersuchung der Gymnospermen daraufhin wäre erwünscht.

Ganz anders verhalten sich die Lycopodiognaten, zu denen wir jetzt übergehen wollen. Es sei gleich zu Anfang noch einmal darauf hingewiesen, daß ihr prinzipieller Unterschied gegenüber den Pteridognaten in der durch den ganzen Körper verlaufenden einheitlichen Leitsäule beruht, mag diese nun einheitlich geblieben oder aus noch zu nennenden Gründen in Stränge aufgelöst worden sein.

---

[1]) Potonié, Grundlinen der Pflanzenmorphologie, S. 201.
[2]) Lotsy, l. c II, S. 737 ff.

Zunächst ist die Frage, wie aus dem in Platten oder einzelnen Gruppen angeordneten Hadromteilen der Lycopodiales ein fester Zylinder geworden sein mag, denn ohne diesen, den wir ja bei einer großen Anzahl der Lepidophyten vorfinden, wären die Lycopodiales und ihre Verwandten ganz sicher in ähnliche Schwierigkeiten geraten wie die Pteridognaten. Da waren zwei Wege möglich. Der eine nimmt seinen Ursprung von der radkreuzförmigen Anordnung des Hadroms. Wenn nämlich hier die peripheren Teile immer stärkere Ausbildung erfahren und die zwischen den Kreuzschenkeln gelegenen Abschnitte mit Hadromelementen ausgefüllt werden, dann rückt das Leptom ganz an die Außenseite, und wir erhalten schließlich eine zylindrische Leitsäule mit konzentrischer Anordnung der Elemente. Mir erscheint dieser Weg zwar möglich, aber weniger wahrscheinlich als der andere. Wir haben in einigen aufrechten Lycopodien Leitsäulen gefunden mit zerstreuten Hadromgruppen. Die einzelnen Gruppen brauchen nur näher aneinander rücken, dann entsteht sofort ein kompakter Holzkern, und das Leptom wird an dessen Peripherie geschoben. In der Art, wie bei Lepidodendron selaginoides die Bildung des primären Holzes erfolgt, sehe ich eine Bestätigung dieser meiner Vermutung[1]). Die Entwicklung geht zentripetal vor sich, und zwar werden sehr häufig nicht alle Zellen des Procambiumstranges in Holzzellen verwandelt, sondern es bleiben markartige Zellen übrig, die also unfertiges Holz darstellen und den Zellen zwischen den Hadromgruppen der Lycopodiales entsprechen mögen. Die Zellen des Procambium haben von vornherein durchaus nicht die Bestimmung, sämtlich entweder Hadrom oder Leptom zu werden, sondern die Ausbildung erfolgt nach Bedarf, und lebende Zellen der einen Art können sicher eine Umwandlung in Zellen der anderen Art erfahren.

Nun tritt aber auch der grundlegende Unterschied zwischen dem Mark der Pteridognaten und dem der Lycopodiognaten hervor. Das Mark der Pteridognaten ist Grundgewebe, das der Lycopodiognaten dagegen unfertiges oder rückgebildetes Hadrom.

Selbstverständlich ist, daß die Bildung eines festen Stammzylinders nicht mit einem Schlage erfolgt ist. Darum finden sich unter den Lepidophyten auch solche mit nicht konzentrischer Anordnung der Elemente der Leitsäule. Dasselbe gilt auch vom Dickenwachstum. Ein temporäres, sehr beschränktes haben wir bei Lycopodium clavatum schon besprochen. Ähnlich mag es auch bei einigen Lepidophyten gewesen sein, und die Lebensdauer der meristematischen Zellen mag immer zugenommen haben, bis ein dauerndes Meristem entstand. Den

---

[1]) Potonié in Engler-Prantl, l. c. I. 4, S. 722, Lotsy, l. c. S. 451. Hovelaque, Recherches sur Lepidodendron selaginoides. Mém. Soc. Linn. Normande, 17, 1892.

besten Erfolg hinsichtlich der Statik hatten natürlich die Formen mit ringförmig geschlossenem Meristem, dessen Voraussetzung eine konzentrische Leitsäule ist. Das wären also Formen, die nach dem Prinzip von Lepidodendron selaginoides gebaut waren.

Hinsichtlich der Stigmarien, die man sehr mit Recht mit den Wurzelträgern der Selaginellen verglichen hat, gilt dasselbe, was an früherer Stelle über die letzteren gesagt worden ist. Wir haben Teile des Absorptionssprosses vor uns, die die typische Wurzelform noch nicht angenommen haben.

Von den Lepidophyten und ähnlichen Formen lassen sich die Gymnospermen (unter Ausschluß der zu den Pteridognaten zu rechnenden Familien) und über diese die Dikotyledonen und Monokotyledonen ableiten, womit natürlich nicht gesagt ist, daß alle drei eine zusammenhängende Reihe bilden müßten. Sie können sehr wohl ihren Ursprung von Seitenzweigen genommen haben, und das ist auch viel wahrscheinlicher als eine direkte Reihe. Auf die ins einzelne gehende Forschung kommt es mir hier aber nicht an.

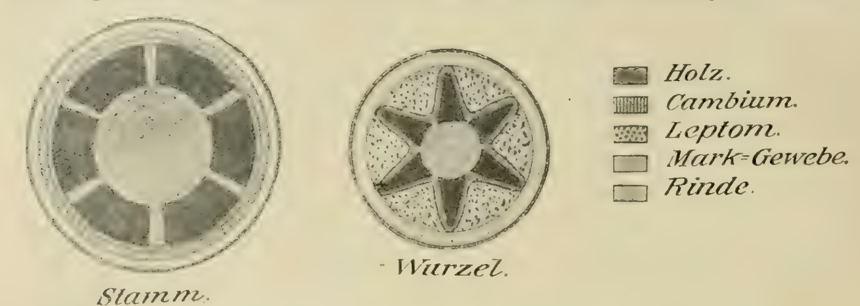
Der Holzkörper der Gymnospermen und Dikotyledonen setzt sich aus einzelnen Bündeln zusammen, wie man an jungen Stämmen und Zweigen erkennt. Wie ist das zu erklären? Ist der Stamm dieser Pflanzen wirklich ein Verschmelzungsprodukt von Einzelsträngen ähnlich wie bei den Pteridognaten? Ich bin der Ansicht, daß wir es hier mit einer Auflösung der ursprünglich einheitlichen Leitsäule in einzelne Bündel zu tun haben, und zwar tritt diese Erscheinung vorwiegend in der Jugend der Pflanzen auf, während bei zunehmendem Alter die volle Leitsäule wieder hergestellt wird. Diese Hypothese ist in der fossilen Pflanzenwelt schon einmal verwirklicht, bei den Sigillariaceen. Bei den ältesten, den Eusigillarien, ist das primäre Holz ein geschlossener Ring, bei den späteren, den Subsigillarien, dagegen wird das Holz in Bündeln angelegt und geht dann durch Dickenwachstum in einen geschlossenen Ring über[1]). So ist es auch bei den Gymnospermen und Dicotyledonen mit verholztem Stamm.

Die Lepidophyten zeigen teilweise schon eine Durchbrechung des Holzzylinders durch Markstrahlen. Und was sind Markstrahlen eigentlich anderes als Meristemzellen, die nicht in Holz, sondern in stoffleitende Elemente verwandelt worden sind, dem Ernährungsbedürfnis entsprechend? Die primären Markstrahlen brauchen nur größer und breiter zu werden, um den kompakten Zylinder in Einzelstränge zu zerlegen, besonders wenn noch im Inneren des Stammes die Holzzellen degeneriert sind und ein Mark bilden.

---

[1]) Vergl. Lotsy, l. c. II, S. 465.

So ist durch Markstrahlen der Vollzylinder der Gymnospermen und Dicotyledonen durch Längsschlitze in Streifen zerlegt worden, und zwar so, daß im Stamm keilförmige Holzsektoren entstehen, deren größte Ausdehnung in der Peripherie liegt (Textfigur); in der



jungen Wurzel dagegen — auch die Wurzel der Monocotyledonen ist hier zu nennen, denn sie besitzt gleichfalls eine einheitliche Leitsäule — ist das Holz sternförmig, die Sektoren haben also ihre geringste Ausdehnung in der Peripherie (Textfigur).

Es ist nun die Frage, warum die Auflösung des Vollzylinders in einzelne Bündel erfolgt sein mag: aus dem Bedürfnis, die jungen Pflanzen, Zweige und Wurzeln möglichst biegsam und torsionsfähig zu machen bei großer Belastungsfähigkeit, um sie vor Abknickung und Verdrehung zu schützen. Und diese Vorkehrung war um so notwendiger, je ausgedehnter die Verzweigung und je schwerer die Belaubung wurde, besonders aber bei Schlingpflanzen. Die Lepidophyten mit ihren kleinen Blättern hatten etwas ähnliches kaum nötig.

Der mechanische Erfolg einer Schlitzung des Zylinders läßt sich leicht einsehen. Der Stamm behält gleiche Tragfähigkeit, sobald dafür gesorgt ist, daß die einzelnen Streifen nicht nach außen ausbiegen können, und er wird bedeutend biegsamer und drehbar um die eigene Achse (man vergleiche hierzu das bei Psilotum triquetrum Gesagte). Gesteigert wird der Erfolg noch, wenn der Zylinder in seinen innersten Teilen aus elastischem Material besteht, wenn also die Bildung von festem Holz hier unterbleibt und die Stämme ein Mark bekommen. Die stützenden Elemente werden dann weiter in die Peripherie verlagert, und das wirkt wiederum günstig auf die Tragfähigkeit.

Es sei zunächst einmal der Stamm von Sambucus nigra als Beispiel genannt. Sein großer Markkörper erweist sich durch typische Holzreaktion als degeneriertes Holz. In jungen Zweigen schließt sich um ihn ein Ring von einzelnen Bündeln, durchbrochen von primären Markstrahlen, die wie die sekundären zur Stoffleitung umgewandeltes Meristem darstellen. Durch einen Versuch kann man sich leicht über-

zeugen, daß die jungen Zweige leicht biegsam und torsionsfähig sind, die grünen Sprosse tragen auch verhältnismäßig große und schwere Blätter. Später beginnt dann das Dickenwachstum, und die Bündel verschmelzen zu einem einheitlichen Holzring, womit der geschlossene Zylinder wieder hergestellt ist. Nach diesem Typus erfolgt der Vorgang bei fast allen Holzgewächsen aus der Reihe der Lycopodiognaten.

Deutlicher noch ist die Auflösung der Leitsäule bei Schlingpflanzen und bei rankenden Gewächsen, z. B. bei Aristolochia, Vitis und Clematis. Sie alle haben einen ziemlich großen Markkörper. Der Holzzylinder von Vitis ist in viele kleine Bündel aufgelöst; sie verleihen den Ranken ihre große Biegsamkeit. Bei Clematis und Aristolochia finden wir größere Bündel. Wer einmal gesehen hat, was für ein unentwirrbares Dickicht die Sprosse von Clematis zu bilden vermögen, wie sie durcheinander geflochten und gedreht sind und wie elastisch das Ganze trotzdem ist, der muß zugeben, daß die mechanischen Leistungen unserer Pflanze ganz erheblich sind. Schöner noch ist das Beispiel von Aristolochia. Wenn diese Pflanze sich trotz ihrer verholzten Bündel eng um die Stütze herumschlingt und sich dabei um die eigene Achse dreht, so muß sie biegsam sein wie ein Strick, und dazu verhelfen ihr die einzelnen Bündel, unterbrochen von breiten, durch ein ganzes Internodium parallel verlaufenden, leicht nachgebenden Markstrahlen. Ist das Winden aber vollendet, dann wird im älteren Stamm der geschlossene Zylinder gebildet. Die Biegsamkeit und Torsionsfähigkeit ist dadurch bedeutend herabgesetzt und die Stütze fest umklammert.

Der Umstand, daß die einzelnen Bündel in der Mehrzahl in die Blätter ausbiegen, hat zu der Ansicht geführt, das Leitsystem der Dicotyledonen sei aus verschmolzenen Blattspursträngen entstanden. Nach der alten Auffassung war diese Theorie auch berechtigt. Es ist aber ganz selbstverständlich, daß, falls die geschlossene Leitsäule in Einzelstränge aufgelöst wird, diese in die Blätter ausbiegen. Das Blatt muß als assimilierendes Organ, das also das Leben der höheren Pflanzen bedingt, mit dem Stammkörper leitend verbunden sein. Darum bleiben bei der Auflösung der Leitsäule gerade die Teile bestehen, die in die Blätter münden. Eine andere Konstruktion wäre höchst unpraktisch.

Der Stamm der Lycopodiognaten ist demnach im Grunde, im Gegensatz zu den Pteridognaten, ein einheitliches Gebilde mit einer einzigen Leitsäule. Sie wird bei den höheren Lycopodiognaten in einzelne Stränge aufgelöst, die nur Teile einer Einheit sind. Das Leitsystem in den Verzweigungen und neuen Sprossen ist dem des Stammes wesensgleich.

Damit soll aber nicht gesagt sein, daß alle Dicotyledonen so

gebaut sein müßten. Die Auflösung der Leitsäule kann namentlich bei Schlingpflanzen und Lianen soweit gehen, daß die ursprüngliche Einheit ganz unterdrückt wird[1]). Andrerseits können auch die Blattstiele mit in den Dienst der Stammbildung und Stützung gezogen werden, indem sie sich an den Stamm anlegen und mit ihm auf eine Strecke verwachsen. Schließlich können auch die Blattstiele die ganze Stammbildung übernehmen, während die Leitsäule nur noch andeutungsweise oder garnicht mehr zur Ausbildung kommt. Hierher dürften z. B. die krautartigen Dicotyledonen und wohl auch die Monocotyledonen gehören. Einen entscheidenden Aufschluß hierüber können aber nur genaue vergleichend-anatomische Untersuchungen geben[2]).

Dabei nehme ich mit fast allen älteren Autoren als sicher an, daß die primitivsten Familien der Dicotyledonen Holzgewächse darstellen, wenn auch nicht gleich große Bäume. Neuerdings sind freilich ganz andere Anschauungen laut geworden, namentlich in Rücksicht auf die hypothetische Angliederung der Monocotyledonen, doch steht auch danach noch keineswegs fest, daß die seither als primitiv angesehenen Holzgewächse nicht an den Kopf der Dicotyledonen zu stellen sind.

Nun noch einiges über die Wurzel, von der ich schon im Vorangegangenen gesprochen habe. Ein Organ, das in die Erde eindringen soll, muß einen tunlichst kleinen Querschnitt haben. Zum Bohren in der Erde benutzen wir ja auch einen dünnen Gegenstand, weil dieser am wenigsten Erde zu verdrängen hat. Ein dünner Draht läßt sich tief in die Erde treiben; dagegen kann er aufrecht seine eigene Last nicht tragen. Zur Erreichung von bedeutenderen Dimensionen oberhalb des Erdbodens müssen die Gegenstände einen größeren Querschnitt haben. So ist es auch bei der Pflanze. Sie verjüngt sich im sogenannten Hypokotyl bedeutend, und die Wurzeln sind viel dünner als der Stamm. Die Reduktion des Querschnittes erfolgt also gerade da, wo die Leptomteile zwischen die Sternstrahlen des Holzes in der Wurzel rücken. Würden die Leptomstreifen an den Spitzen des Sternes liegen, so wäre man sicherlich zu der Ansicht gelangt, das Leitsystem der Wurzel setze sich aus collateralen Bündeln zusammen wie der Stamm. Wenn man das Leitsystem der Achse als ein Produkt von einzelnen Bündeln auffaßte, so hätte man auch das der Hauptwurzel für zusammengesetzt aus den Strängen der Nebenwurzeln erklären müssen, zumal diese sich ja immer an einen Xylemstrahl anschließen.

---

[1]) Vergl. Haberlandt, Physiologische Pflanzenanatomie 1896, S. 524.

[2]) Vergl. hierzu die Perikaulomtheorie von Potonié in „Grundlagen der Pflanzenmorphologie“, S. 171.

Die Leitsäule der Wurzel ist aber immer richtig als Einheit aufgefaßt worden.

Ist die Wurzel einmal in den Boden eingedrungen und hat sie ihre definitive Lage eingenommen, dann können durch Dickenwachstum — falls ein solches eintritt — die umliegenden Erdteilchen leicht beiseite gepreßt werden, und der Vollzylinder wird gebildet entsprechend dem im Stamm. Die mechanischen Aufgaben der Wurzel haben an früherer Stelle Erörterung gefunden.

Meine Arbeit ist zwar nur eine Skizze; ein fertiges Bild konnte ich nicht geben, denn dazu mangeln die notwendigen Vorarbeiten. Aber ich hoffe gezeigt zu haben, daß die angewandte Methode einen durchaus gangbaren und aussichtsreichen Weg für die phylogenetische Forschung eröffnet.

Breslau, Pflanzenphysiologisches Institut.

Figurenerklärung.

Tafel I.

Fig. 1 u. 2. Ophioglossum vulgatum. Querschnitt durch das Leitbündel einer älteren (1) und einer ganz jungen Wurzel (2).

Fig. 3—5. dasselbe. Querschnitte durch einen jungen Sproß, noch von der Kappe umhüllt, in verschiedenen Höhen.

Fig. 6. dasselbe. Längsschnitt durch den unteren Teil einer jungen Adventivknospe. Unten — etwas schräg getroffen — das Hadrom der Wurzel, darüber das scheinbar zwei Stränge bildende, in Wahrheit trichterförmige Procambium. In seinem Inneren auf das Hadrom aufstoßend das Grundgewebe (Mark).

Fig. 7. dasselbe. Querschnitt durch den unteren Teil einer älteren Adventivknospe, die zum Ring vereinigten Bündel zeigend.

Fig. 8. dasselbe. Längsschnitt durch den oberen Teil einer jungen Adventivknospe. Links der erste Sproß mit Procambiumstrang, in der Mitte die Anlage des zweiten Sprosses mit schon sichtbarem Procambiumstrang, rechts unten der Anfang des Leitstranges einer Wurzel. Der Kreis gibt den Umriß von Fig. 9 an.

Fig. 9. dasselbe. Der auf Fig. 8 mit einem Kreis umgrenzte Teil in starker Vergrößerung. Der Riß im Grundgewebe um den zweiten Sproß ist nach dem Objekt mit scharfen Konturen in die Photographie eingezeichnet.

Tafel II.

Fig. 1 u. 2. Lycopodium clavatum. Querschnitte durch den Leitstrang des Stammes in verschiedenen Höhen.

Fig. 3. Lycopodium Hippuris. Querschnitt durch den Leitstrang einer jungen, aufrechten Pflanze.

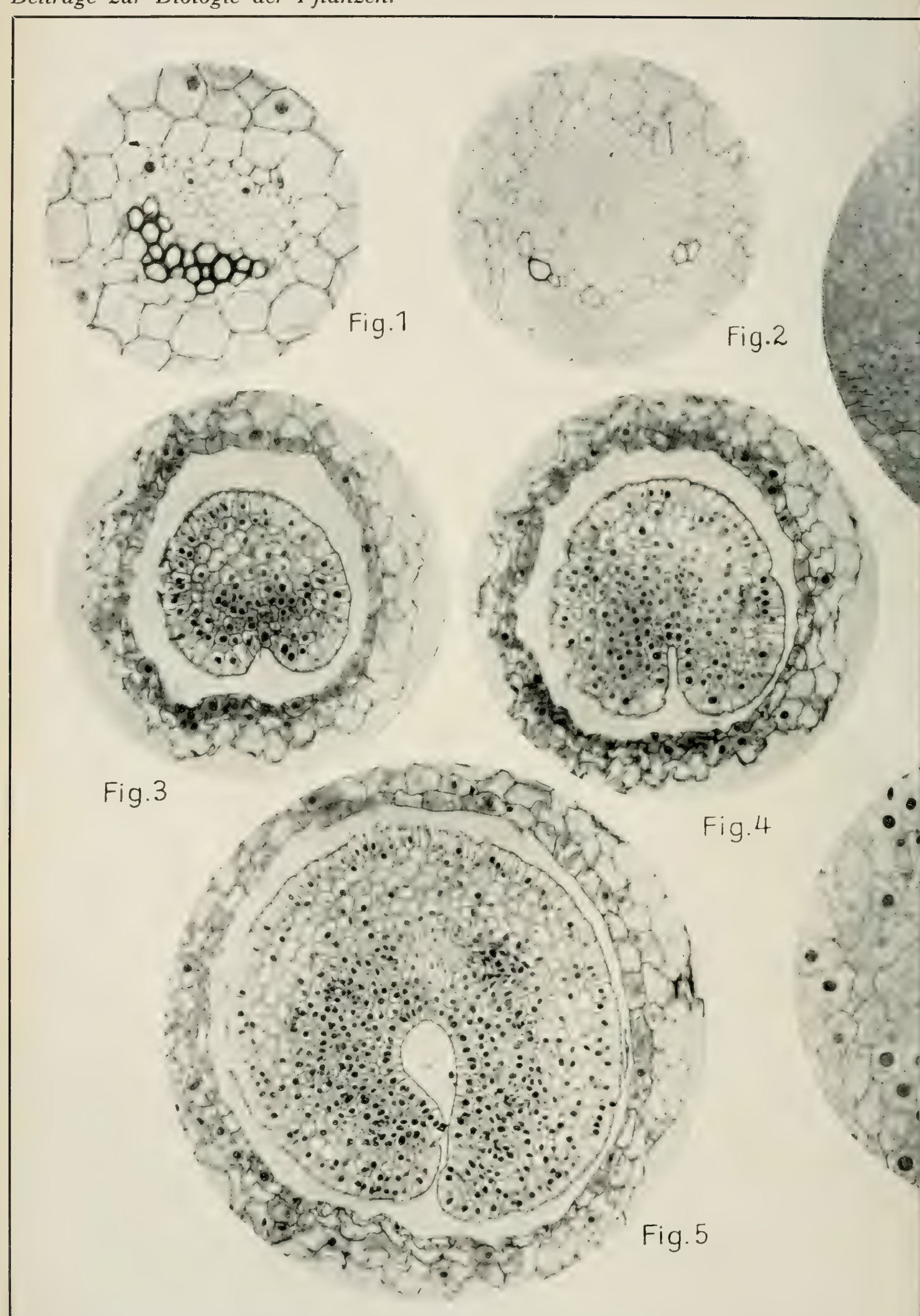
Fig. 4 u. 5. Selaginella Martensii. Querschnitt durch den Leitstrang einer jungen (4) und einer älteren Pflanze (5).

Fig. 6—8. Psilotum triquetrum. Querschnitte durch den Leitstrang des oberirdischen Sprosses in verschiedenen Höhen.

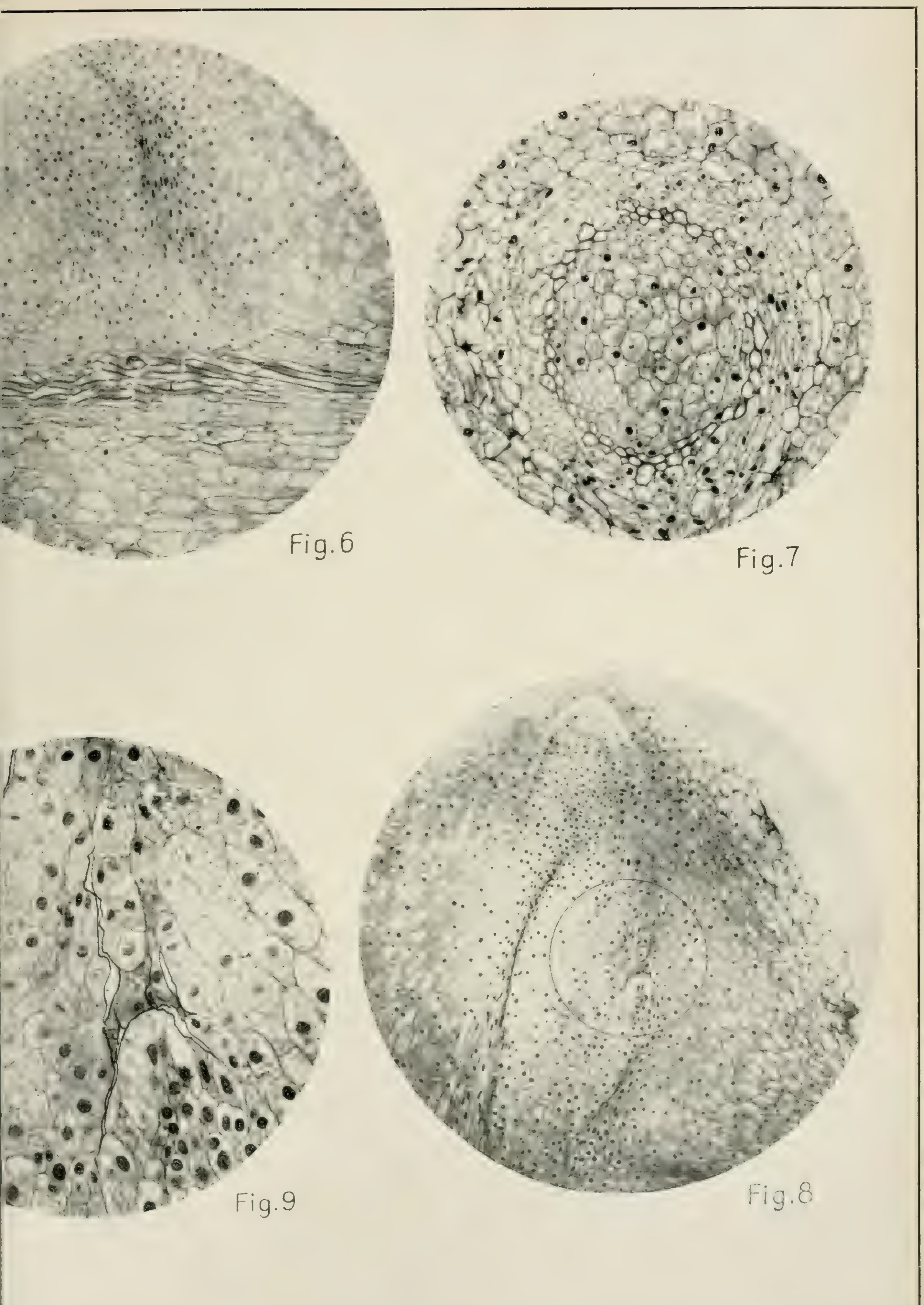
Fig. 9. dasselbe. Querschnitt durch den Leitstrang des unterirdischen Sproßteiles

Druck von R. Nischkowsky in Breslau.





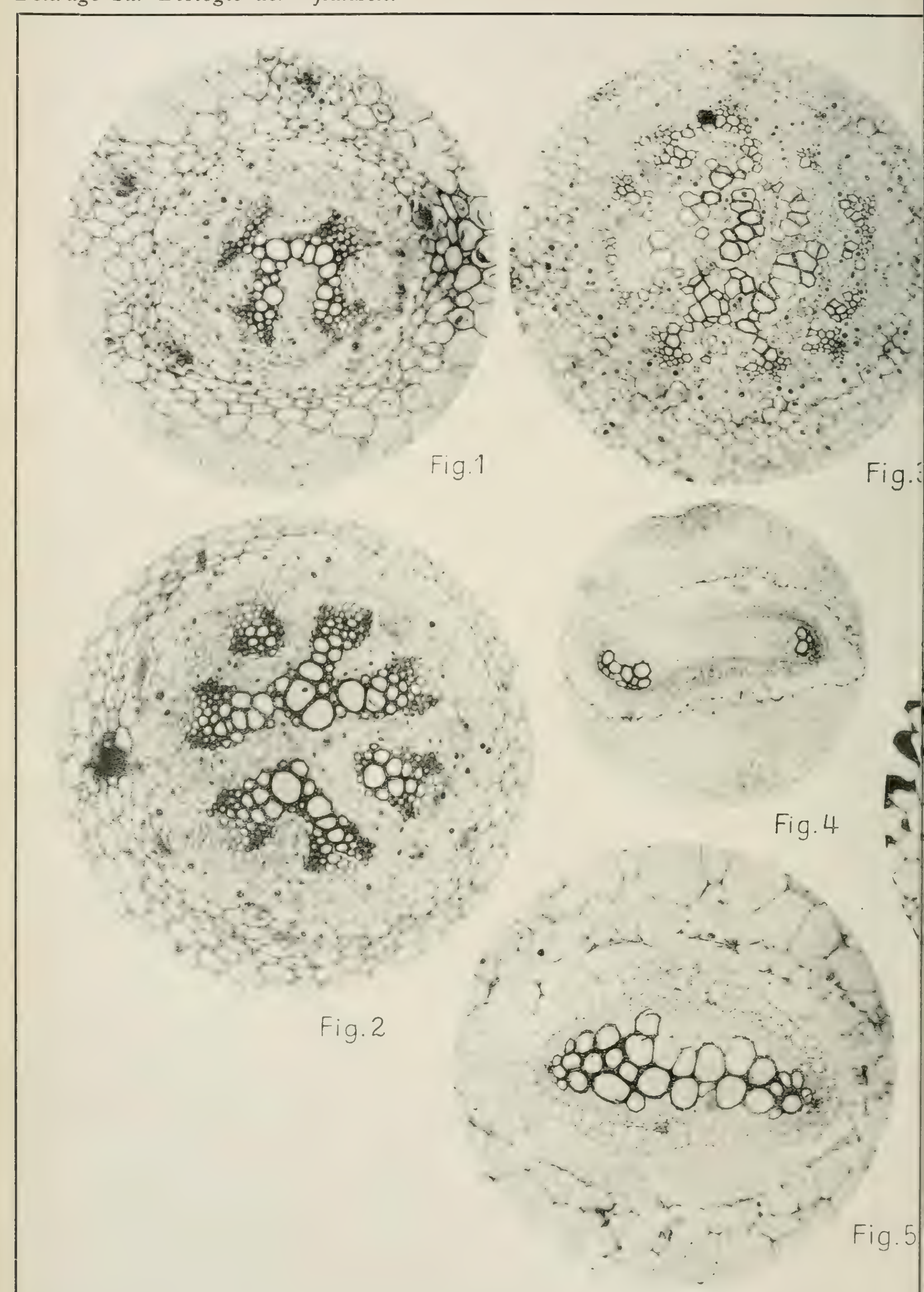
R. Schaede phot.



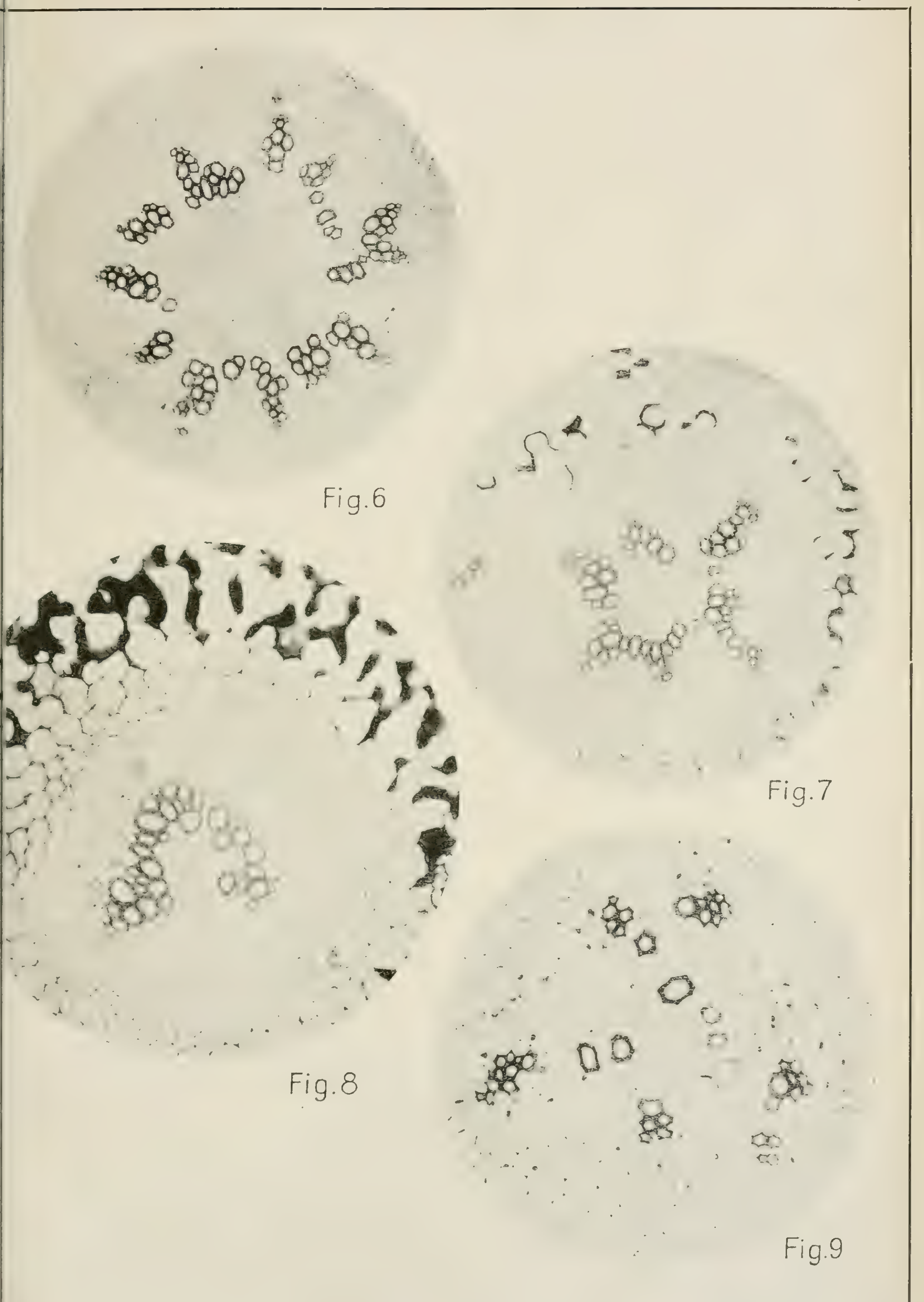
Louis Gerstner, Kunstanstalt, Leipzig.







R. Schaede phot.



Louis Gerstner, Kunstanstalt, Leipzig.



Beiträge

zur

Biologie der Pflanzen.

Begründet von

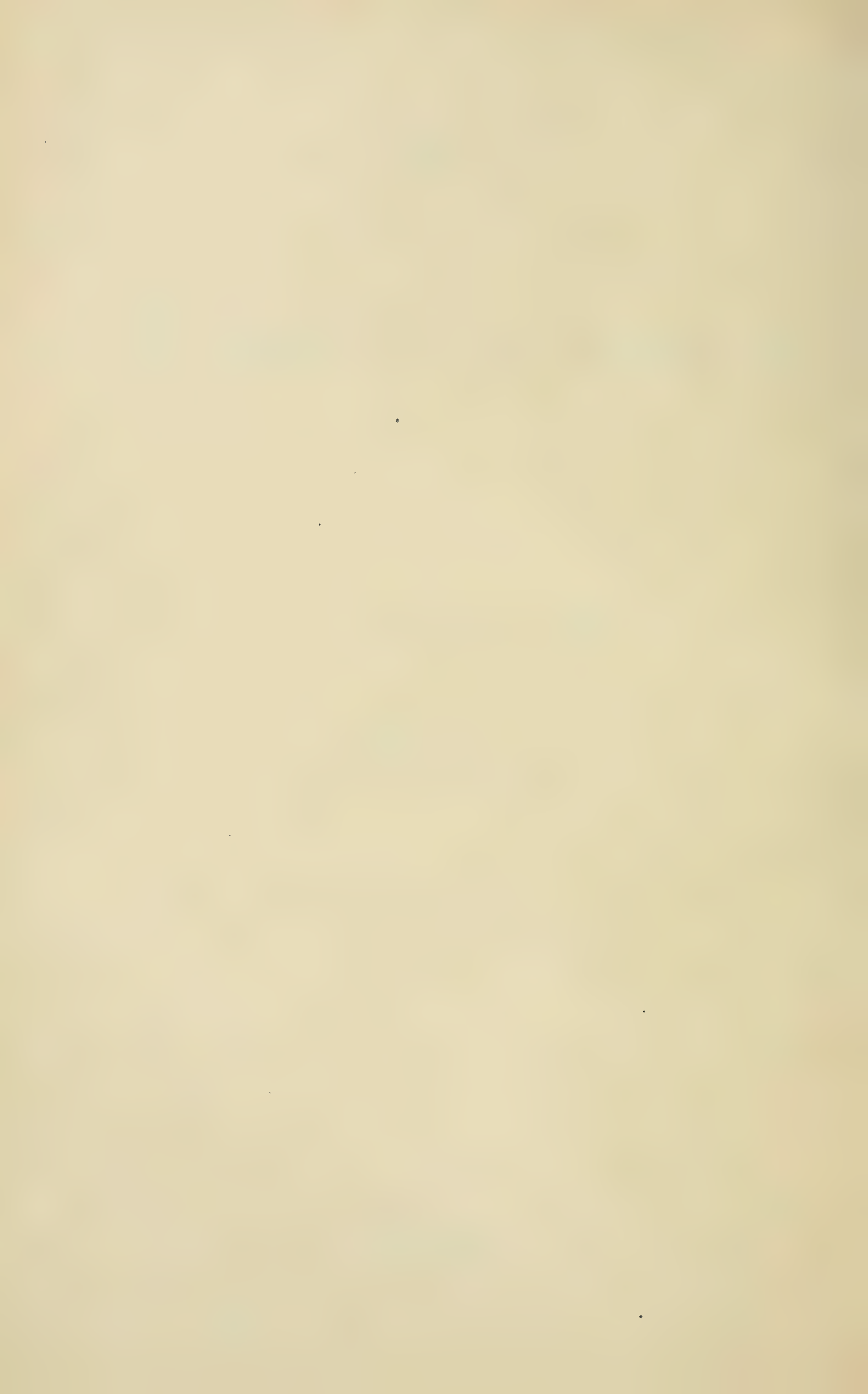
Professor Dr. Ferd. Cohn,

herausgegeben von

Dr. Felix Rosen,
Professor an der Universität Breslau.

Dreizehnter Band. Zweites Heft.
Mit sieben Tafeln.

Breslau 1916.
J. U. Kern's Verlag
(Max Müller).



Inhalt des zweiten Heftes.



Ist die angenommene Verwandtschaft der Helobiae und Polycarpicae auch in ihrer Cytologie zu erkennen?

Von **Oskar Liehr.**

Seit Jahrzehnten haben die unverkennbaren Beziehungen, die zwischen den beiden Hauptreihen der Angiospermen bestehen, manchen Botaniker beschäftigt. Handelte es sich zuerst vorwiegend um die Frage, ob in den mancherlei Übereinstimmungen beider Reihen der Ausdruck gemeinsamen Ursprungs oder nur eine gewisse parallele Entwickelung selbständiger Verwandtschaftskreise zu sehen sei, so ist neuerdings, auf Grund der ersteren Annahme, besonders nach dem systematischen Ort des genetischen Zusammenhanges gesucht worden. Hier stand der Hypothese ein weiter Spielraum offen. Nicht ohne weiteres ließ sich begründen, daß etwa die Monocotyledonen primitiver seien als die Dicotyledonen, oder auch umgekehrt. Insonderheit war es unklar, ob die einfacheren Verhältnisse, die sich im anatomischen Aufbau der Monocotyledonen finden, nicht Vereinfachungen darstellen. Die gleichen Schwierigkeiten begegneten allen Versuchen, die Entscheidung aus der vergleichenden Morphologie der Blüte und der allgemeinen Entwickelungsgeschichte herzuleiten; es blieb immer fraglich, ob das Einfache als primitiv oder reduziert aufzufassen war, ja, ob nicht, im größeren Rahmen der ganzen Reihe oder ihrer Unterreihen, in dem gleichen Merkmal des Einfachen einmal primitive Charaktere, das andere Mal fortschreitende Vereinfachung vorliegt. Nimmt man ferner hinzu, daß auch im Kreise der Gymnospermen schon ähnliche Gegensätze vertreten sind, wie sie zwischen Mono- und Dicotyledonen bestehen, ja, daß sogar auch das Pteridophytenreich, aus dem ja wohl sicher die Blütenpflanzen herzuleiten sind, in dem Gegensatz der Filicales zu den Lycopodiales unverkennbar eine ähnliche Divergenz aufweist, so ist es klar, daß der vermutete Zusammenhang der beiden Angiospermenreihen sehr weit zurückverlegt werden kann; ja, man hätte sich fragen dürfen, ob die Lösung von den leider noch seltenen Funden aus dem Übergangsgebiet zwischen Pteridophyten und Blüten-

pflanzen, oder nicht vielmehr von einer neuen Deutung der genetischen Beziehungen innerhalb des Pteridophytenreiches selbst zu erwarten war.

Gegenüber den Spekulationen, die dergestalt fast in's uferlose zu verlaufen drohten, bedeutete es, zum mindesten vom Standpunkt der wissenschaftlichen Methodik, einen großen Fortschritt, daß zunächst einmal die Beziehungen derjenigen Kreise von Mono- und Dicotyledonen eingehender geprüft wurden, die besonders ausgesprochene Übereinstimmungen zeigen: es sind dies bekanntlich die Polycarpicae und Helobiae. Diese Untersuchung ergab weitgehende Parallelismen, nicht nur auf dem Gebiet der Blütenmorphologie und allgemeinen Entwicklungsgeschichte, sondern auch in der Anatomie und Oekologie, und immer dringender wurde die Vermutung, daß an dieser Stelle der gesuchte Anschluß liege. Diese Hypothese bedeutete aber nun nichts weniger als einen Bruch mit dem bewährtesten Prinzip der älteren Systematik: der Herleitung des Komplizierteren vom Einfacheren. Es mußte dann zum mindesten für die Monocotyledonen eine doppelte und entgegengesetzt gerichtete Weiterentwicklung der Blüte angenommen werden, eine höhere Ausbildung — wenn auch unter Travestie oder Fortfall von Gliedern — und eine Vereinfachung (Glumiflorae, Najadales). Die Anerkennung dieses Prinzipes stellte nun aber auch die Richtigkeit des Dicotyledonensystems in Frage und damit das Ergebnis eines guten Jahrhunderts gründlichster Arbeit. So war es nur begreiflich, wenn die neuen Anschauungen allgemein zwar mit großem Interesse, aber auch mit einer gewissen Zurückhaltung aufgenommen wurden.

Eine unerwartete Stütze fand die neue Hypothese über den Anschluß der Monocotyledonen an die Dicotyledonen durch die Ergebnisse der serodiagnostischen Untersuchungen, die wir Mez und seinen Schülern verdanken. Kommt dieser Methode der Wert zu, den man ihr zuzuschreiben pflegt, so ist die Frage im positiven Sinne entschieden, und alle morphologischen Bedenken haben zu schweigen. Aber dem Neuen gegenüber skeptisch zu sein, ist nicht nur entschuldbar, sondern oft geradezu geboten, und so wird man den Wunsch haben, die serodiagnostische Methode und insbesondere ihre Ergebnisse noch recht eingehend durchzuprüfen, bevor man ihr die letzte und unangreifliche Entscheidung zuerkennt. Und inzwischen sind auch die alten Methoden weiter zu verwenden.

Eine wertvolle Arbeit dieser Art verdanken wir einem Schüler Karstens, J. Nitschke, Beiträge zur Phylogenie der Monocotyledonen, gegründet auf der Embryosackentwicklung apokarper Nymphaeaceen und Helobien. (Beitr. z. Biologie d. Pflanzen, begr. v. F. Cohn, XII. 1914.) Auch dieser Verfasser bringt Stützen für die neue Theorie bei. Ich erwähne diese Arbeit statt anderer, weil sie den Anlaß zu

der meinigen gegeben hat. Es ließ sich ja prüfen, ob, wie die ersten embryologischen Entwicklungsstadien, so auch die diese beherrschenden Zellkerne Übereinstimmungen zeigten, die auf engere Verwandtschaft zwischen Polycarpicae und Helobiae hindeuteten. Aus mannigfaltigen Gründen wählte ich aber zur Untersuchung nicht die Kerne der Embryonen selbst, sondern die embryonaler Gewebe aus der vegetativen Sphäre: aus dem Meristem der Wurzelspitze.

Daß in den Charakteren der Zellkerne und ihrer Teilung phylogenetische Züge zum Ausdruck kommen, ist wohl eine der verbreitetsten Annahmen, ja, vielleicht sogar die Erklärung der wunderbaren Übereinstimmungen, die gerade in den Kernen fast durch das ganze Reich der Pflanzen und Tiere zu beobachten sind. Dagegen ist es keineswegs ausgemacht, daß engere Kreise — wie etwa die Polycarpicae, falls sie wirklich verwandt sind — diese Tatsache auch in ihren Kernen verraten müssen. Denn offenbar können die Charaktere der Kerne, die unserer Beobachtung zugänglich sind, von anderen Faktoren stärker oder vielleicht gar überwiegend beeinflußt werden. Ich mußte daher mit der Gefahr rechnen, mich durch eine vorgefaßte Meinung in meinem Urteil beeinflussen zu lassen. Dieser Schwierigkeit aber glaubte ich am besten dadurch entgehen zu können, daß ich meine Befunde zunächst rein sachlich registrierte und den meiner Arbeit zugrunde liegenden Gedanken zunächst nur in der Auswahl meiner Untersuchungsobjekte mitspielen ließ. Erst am Schlusse schritt ich dann dazu, die Folgerungen aus meinen Einzeluntersuchungen zu ziehen.

In den Hauptzügen hat man in den letzten Jahrzehnten die Strukturveränderungen und Umlagerungen bei der Zell- und Kernteilung festgelegt. Heutigen Tages gilt es bei cytologischen Forschungen tiefer in die Einzelheiten einzudringen, um ein möglichst genaues und vollständiges Bild auch der feinsten Vorgänge, die sich bei der Karyokinese abspielen, zu erhalten. Ideal wäre es, wenn wir alle Veränderungen in der Zelle und im Kern an lebendem Material verfolgen könnten. Es ist jedoch leider bisher nicht gelungen, mit den uns zur Verfügung stehenden Mitteln eine einwandfreie Darstellung der Vorgänge bei der Zell- und Kernteilung im Leben zu geben. Doch auch auf diesem Wege darf man die Fortschritte nicht unterschätzen, die in den letzten Jahren gemacht worden sind. In der neuesten Zeit hat sich besonders H. Lundegårdh[1]) mit dem Studium der Kernteilung an lebendem Material beschäftigt. Angeregt durch seine

[1]) H. Lundegårdh: Die Kernteilung bei höheren Organismen nach Untersuchung an lebendem Material. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 51.

Befunde, versuchte auch ich an einigen der mir vorliegenden Objekte ein möglichst genaues Bild der Kernteilung im Leben zu erhalten. Dabei konnte ich feststellen, daß sich allerdings eine ganze Anzahl von Teilungsstadien beobachten ließ, leider aber blieb mir im allgemeinen gerade ein Einblick in jene feineren Umlagerungen, deren Erzeugnisse man an fixiertem Material am ehesten für Artefakte halten kann, fast immer versagt. Da uns Lundegårdh in seiner Arbeit nicht die Methode angibt, mit der es ihm gelang, so manche besonders schwierigen Verhältnisse am lebenden Material zu erkennen, so möchte ich nicht versäumen, auf einige Faktoren hinzuweisen, die bei jenen Untersuchungen besonders beachtenswert erscheinen. Schon das Schneiden an sich erfordert besonders bei dünnen Wurzelspitzen recht große Übung. Durch den Schnitt selbst dürften jedenfalls in dem Zellenverbande Abnormitäten geschaffen werden, denn der Turgor des Organs wird gewiß gestört und damit auch jede Zelle beeinflußt, da die in einem Verbande lebenden sicher untereinander osmotisch abgestimmt sind. Werden nun ein oder mehrere Zellen durch den Schnitt vernichtet, so wird wahrscheinlich das ganze Organ abnormal beeinflußt. Schwierigkeiten dürften ferner darin bestehen, in jedem Falle eine Einbettungsflüssigkeit zu finden, die den osmotischen Druck in der Zelle nicht ändert; wäre nun diese Flüssigkeit für eine Pflanze gefunden, so braucht sie damit noch nicht anderen zu genügen, da die einzelnen Pflanzen nicht isotonisch sind. Auch die starke, den lebenden Zellen der Wurzel ungewohnte Beleuchtung, die man bei mikroskopischen Untersuchungen anwendet, wird jedenfalls irgendwelche unnatürlichen Wirkungen auslösen. So wie das bisher Gesagte werden wahrscheinlich noch manche Faktoren mitsprechen, deren bestimmte Einwirkung auf die Kernteilung am lebenden Material kaum außer acht gelassen werden darf. Lundegårdh[1]) gibt selbst zu, daß es ihm nicht möglich war, den Verlauf der miteinander verketteten Phasen direkt zu verfolgen. Die Zellen in den dünnen lebenden Schnitten befinden sich offenbar unter solchen Bedingungen, daß der normale Verlauf der Kernteilung in irgend einer Weise sistiert worden ist, was jedoch nach seiner Meinung auch auf „geringe Teilungsgeschwindigkeit" zurückgeführt werden könne. Lundegårdh gibt ferner an, einen lebenden Schnitt im Höchstfalle 2—3 Stunden beobachten zu können, da später starke Alterationen eintreten. Bei den von mir untersuchten Objekten konnte ich schon nach $^1/_2$—1 Stunde starke Desorganisationen in der Zelle feststellen, was wohl zum Teil auf die oben angeführten Gründe zurückzuführen ist. Besonders aber wird die Beobachtung an lebendem Material auch durch die ver-

---

[1]) Lundegårdh: die l. c. S. 237.

schiedenen, oft aber auch wohl gleichen Brechungsverhältnisse im Zell- und Kernraum erschwert. Manche Strukturen können dadurch ganz zum Verschwinden gebracht werden, andere jedoch sehr stark hervorgehoben und wieder andere ganz oder zum Teil wenigstens überdeckt werden. Auf die Schwierigkeiten, die sowohl bei Beobachtungen an lebendem, als auch an gefärbtem Material zu überwinden sind, weist besonders Küster[1]) nachdrücklich hin. Aus all den angeführten Gründen ist es uns also bis heutigen Tages nicht gelungen, eine einwandfreie Darstellung der Kern- und Zellteilung an lebendem Material bei höheren Pflanzen zu geben. Unsere cytologischen Forschungen sind deshalb auch jetzt noch vor allem an fixiertes Material gebunden, das uns zum Teil recht brauchbar, und, wie wir mit gutem Grunde annehmen dürfen, auch meist naturgetreu die Vorgänge in Zelle und Kern wiedergibt. Natürlich muß man sich bei den Untersuchungen an gehärtetem Material immer bewußt bleiben, daß die Fixierung nur dazu dienen soll, uns das im Leben vor sich gehende besser sichtbar zu machen, und daß dabei fast immer Artefakte auftreten.

Man darf deshalb einerseits den Wert und die Wirkung der Fixagen nicht überschätzen, andererseits jedoch muß man auch ihre Vorzüge anerkennen.

Lundegårdh[2]) ist der Ansicht, daß man „um dem Ziele der cytologischen Forschung, eine zuverlässige Beschreibung der bei der Zell- und Kernteilung stattfindenden Strukturveränderungen zu geben, näher zu kommen, die Morphologie der Zell- und Kernteilung vergleichend soweit als möglich an lebendem und fixiertem Material betreiben soll". Dieser Ansicht ist natürlich durchaus zuzustimmen, nur möchte ich sie noch dahin erweitert wissen, daß man auch durch Vergleiche an Material, das auf verschiedene Weise gehärtet und gefärbt ist, vorwärts kommen und gewisse Fehlergrenzen bestimmen kann. Ohne es in bestimmten Worten auszudrücken, spricht sich übrigens auch Lundegårdh in allen seinen Arbeiten für diesen letzten Satz aus.

Die meinen Untersuchungen zugrunde liegenden Objekte wurden zu allermeist an fixiertem Material bearbeitet, doch hielt ich mich daneben auch soviel wie möglich an lebendes. Um ein möglichst naturgetreues Bild der verschiedenen Umlagerungen bei der Karyokinese geben zu können, bin ich bei der Wirkung der verschiedenen

---

[1]) Küster, Zelle und Zellteilung. Handwörterbuch der Naturwissenschaft 1914, Bd. X, S. 759.

[2]) Lundegårdh, Das Karyotin im Ruhekern und sein Verhalten. . . . Archiv f. Zellforschung, Bd. 9, H. 2, S. 210.

Härtungsmittel vergleichend vorgegangen und hoffe meine Befunde an der Hand von Zeichnungen und Photographien, die wohl als besonders objektiv anzusprechen sind, erklären zu können. Meine Beobachtungen machte ich an den Wurzelspitzen einiger Monokotylen und Dicotylen, deren Stellung im System in den letzten Jahren stark erörtert wurde.

Von Monocotylen bearbeitete ich:

Alisma Plantago,
Sagittaria sagittifolia,
Butomus umbellatus.

Von Dicotylen dienten meinen Untersuchungen:

Ranunculus reptans,
Nymphaea alba,
Nuphar luteum.

Diese Sumpf- und Wasserpflanzen sammelte ich im Sommer 1913 und 1914 und fixierte die Wurzelspitzen (3—5 mm lang) zu verschiedenen Zeiten (morgens, mittags und abends); zum Teil verwendete ich dazu auch die Wasserstrahl-Luftpumpe, um eine schnellere Einwirkung der Fixage zu erzielen. Nach weiterer Behandlung mit Alkohol, Xylol-Alkohol, Xylol und Xylol-Paraffin wurden die Objekte in Paraffin 56° gebettet und später mit dem Mikrotom meist 5 μ dick geschnitten.

Zur Fixierung verwandte ich ausschließlich schon bekannte Flüssigkeiten, nämlich:

Merkel (Chromsäure-Platinchlorid-Gemisch)[1],
Flemming (Chrom-Osmium-Essigsäure-Gemisch)[1],
Hermann (Platinchlorid-Osmium-Essigsäure-Gemisch)[1]
Keiser (Sublimat-Eisessig-Gemisch)[1].

Die besten Erfolge erzielte ich an erster Stelle mit Merkel; gut wirkte daneben auch Flemming und in den meisten Fällen Keiser. Mit Hermann hatte ich weniger Glück.

Beim Färben wandte ich mit recht gutem Erfolge das Heidenhainsche Eisenhämatoxylin-Verfahren[2], mit und ohne Nachfärben mit Bordeauxrot an, das bei den verschiedenen Fixierungen gleich gute Resultate gab.

Außerdem bediente ich mich der Fuchsin-Jodgrün-Methode[3], die besonders bei Material zu empfehlen ist, das mit Keiser fixiert wurde.

Zu letzterem möchte ich jedoch bemerken, daß es nicht leicht

---

[1]) Strasburger, Das bot. Prakt. 1913, S. 69 u. 70.

[2]) Derselbe S. 91 u. 92.

[3]) A. Zimmermann, Beitr. zur Morph. und Physiol. der Pflanzenzelle, Bd. 2, H. 1, 1893, S. 5.

ist, gut differenzierte Färbungen zu erhalten, und daß große Übung und peinliche Sorgfalt nötig sind, gute, brauchbare Präparate mit Fuchsin-Jodgrün herzustellen. Eine recht verschieden lange Einwirkung dieser beiden Farbstoffe (5—60 Min.) ist je nach dem Farbaufnahmevermögen des betreffenden Objektes für eine gute Differenzierung erforderlich.

Das Verhalten des Kernes während der Ruhe und bei Bildung und Auflösung der Chromosomen und die Teilnahme des Nucleolus an der Kernteilung habe ich in meiner Arbeit an den oben genannten Objekten möglichst eingehend beobachtet. Meine Befunde werden an der Hand der wichtigsten Literatur erörtert werden, und so eine hoffentlich willkommene Ergänzung für die Kenntnis der einzelnen Vorgänge bei der Kernteilung höherer Pflanzen geben.

Der Kern in Ruhe.

Alisma Plantago.

Zur Beobachtung der Kernteilung ist dieses Objekt wegen seiner relativ großen Kerne besonders geeignet. Nach eingehenden Untersuchungen konnte ich feststellen, daß sich in Wurzelspitzen wohl nur der Kern in der Kalyptra, oder in der äußersten Schicht des Kalyptrogens und des Dermatogens als „typischer Ruhekern“ ansprechen läßt, und daß Zentralkörper, die in der Teilungszone liegen, sich nie in typischer Ruhe befinden.

Ich werde mich deshalb der von Lundegårdh[1]) eingeführten Bezeichnungen „Typische Ruhe“ und „Interphase“ beim Ruhekern bedienen. Nach diesem Forscher ist die Konfiguration des Karyotins im sogenannten Ruhekern verschieden, wenn der Kern soeben in den Ruhestand getreten, oder wenn er lange darin geblieben ist. Den Zustand zwischen zwei rasch aufeinander folgenden Teilungen bezeichnet er als „Interphase“, und erst bei langer Interphase spricht er von „typischer Ruhe“.

Meine Untersuchungen will ich besonders an Material erklären, das mit Merkel fixiert wurde, und bei anders gehärtetem Material nur auf etwaige Unterschiede eingehen.

Der typische Ruhekern im Wurzelmeristem von Alisma Plantago besitzt eine kugelige bis ellipsoide Gestalt. Das Gerüstwerk (Tafel I, Fig. 1) erscheint verhältnismäßig gleichförmig aufgebaut aus einem dichten Gewirr von kleinen Tröpfchen und äußerst feinen Fäden,

---

[1]) H. Lundegårdh, Das Karyotin im Ruhekern u. sein Verhalten. . . . Archiv f. Zellforschung, Bd. 9, H. 2, S. 211.

durch die wohl die Tröpfchen miteinander anastomosieren dürften. An lebendem Material konnte ich allerdings nur ein dichtes Gerüst von stark lichtbrechenden Kügelchen beobachten, wahrscheinlich wurden durch die Lichtbrechungsverhältnisse die zarten Fäden unsichtbar.

Das Kerngerüst umschließt 1—2 runde oder längliche Nucleolen, bei denen im Inneren häufig eine oder mehrere Vacuolen zu beobachten sind. Jeder Nucleolus ist jedoch von einem Hofe umgeben, der relativ groß ist. Durch Untersuchungen an lebendem Material konnte aber festgestellt werden, daß er nicht durch die Fixage hervorgerufen, sondern vielmehr präformiert ist. Der Hof erscheint immer körnchenfrei (hyalin). Die Körnchen des Gerüstes lassen nichts von einer bestimmten Anordnung erkennen. Untereinander scheinen sie allerdings, wie schon erwähnt, zu anastomosieren. Niemals konnte ich in dem Kern ein Gerüst von Lininfäden, denen Körnchen von Chromatin eingelagert sind, unterscheiden. Nach meinen Befunden bestehen Körnchen und Fäden aus dem gleichen Stoff, dem ich den von Lundegårdh in die Literatur eingeführten Namen „Karyotin" beilegen werde. Lundegårdh[1]) versteht unter „Karyotin die Substanz des Kernes, die in der Prophase das Material für die Chromosomen liefert". Auf die verschiedenen in der Literatur herrschenden Ansichten über den Aufbau des Kerngerüstes werde ich unten noch zu sprechen kommen. Jedenfalls stimmt wohl der mit Merkel fixierte Ruhekern in seinem Aufbau ziemlich genau mit dem im Leben überein. Flemming härtet fast ebenso gut, gibt aber dem Gerüst ein noch dichteres Aussehen. Dagegen erscheint die Struktur des Kernes bei Material, das mit Keiser fixiert wurde, nicht so dicht, sondern sie ist mehr fädig netzartig mit weiteren Maschen. Bei Fixierung mit Keiser lassen sich dabei häufig Verklebungen beobachten, durch die mitunter einzelne Stellen des Gerüstes über Gebühr stark hervortreten. (Tafel I, Figur 2.) Auch der Hof um den Nucleolus erscheint etwas größer als bei Merkel-Material. Keiser dürfte wohl geringe Deformationen hervorgerufen haben. Verschiedene Färbungen dagegen zeigen keinen Unterschied in der Konfiguration des Kerngerüstes. Es wurde mit Merkel, Flemming, sowie mit Keiser fixiertes Material mit Heidenhain mit und ohne Nachfärben mit Bordeauxrot, sowie mit Fuchsin-Jodgrün gefärbt.

Die in der Teilungszone liegenden Kerne (Interphase-Kerne, Tafel I, Figur 3) zeigen zumeist ein stärker hervortretendes Gerüst. Die miteinander anastomosierenden Tröpfchen erscheinen größer. Auch hier ist jedoch in keinem Falle etwas von einer bestimmten Anordnung

[1]) H. Lundegårdh, Chromosomen, Nucleolen und die Veränderungen im Protoplasma. . . . Beiträge zur Biologie der Pflanzen, Bd. 11, S. 379.

zu erkennen. Im allgemeinen ist bei diesem Objekt kein großer Unterschied zwischen den Kernen, die sich in „typischer Ruhe“ und solchen, die sich in „Interphase“ befinden, zu bemerken.

Sagittaria sagittifolia.

Die Kerne sind, wie fast allgemein bei den Monocotylen, auch bei diesem Objekt verhältnismäßig groß. Ihre Gestalt ist kugelig bis ellipsoidisch. Das im allgemeinen als mehr fädig anzusprechende Aussehen des Kerngerüstes läßt sich am besten mit einem Schwamm vergleichen. Die einzelnen größeren Gerüstteilchen sind miteinander durch feine Fäden verbunden, die wahrscheinlich zur Anastomose dienen. Bereits an lebendem Material ließ sich feststellen, daß das Kerngerüst auch aus anastomosierenden Massen aufgebaut ist, jedoch war es infolge der starken Lichtbrechung der einzelnen Teile nicht möglich, ein genaues Bild zu erhalten; jedenfalls aber schien der Aufbau des Gerüstes sehr locker zu sein.

An gehärtetem Material ist die Färbung mit Heidenhain ohne Nachfärben mit Bordeauxrot am meisten zu empfehlen, da sie den Aufbau des Kerninhaltes in der Ruhe am besten erkennen läßt. Die Karyolymphe bleibt dabei ungefärbt, während das Karyotin graugelb und die Nucleolen blauschwarz erscheinen. In den typischen Ruhekernen in dem Dermatogen und der Kalyptra lassen sich fast immer einige größere Karyotinklümpchen erkennen, die eine längliche, unregelmäßige Gestalt zeigen. (Tafel I, Figur 4.) Ihre Größe ist sehr verschieden. Ich will diese Körper als „Karyosomen“ bezeichnen, ein Name, der bereits von Lundegårdh[1]) in die Literatur eingeführt wurde. Auf die Bedeutung dieser Körnchen werde ich später bei der Besprechung der Literatur näher eingehen. Die Zahl der Karyosomen ließ sich, da ja nur ein Teil von ihnen in der Schnittebene liegt, und sie selbst mitunter verschwindend klein sind, nicht genau feststellen. Die größeren, die jedoch bei diesem Objekt immerhin auch noch relativ klein sind, zeigen häufig Ähnlichkeit mit kleineren Nucleolen, da sie mit Heidenhain gefärbt, wohl infolge ihrer größeren Masse, dunkler als das übrige Karyotingerüst, meist wie Nucleolen gefärbt erscheinen; die weniger hervortretenden sind fast ebenso wie die übrigen Karyotinstrukturen gefärbt und kaum als besondere Körper zu unterscheiden. Bei Fuchsin-Jodgrün-Präparaten, wo sich Karyosomen nur infolge ihrer etwas stärkeren Färbung von dem Karyotingerüst abheben, ist es mitunter sehr schwer, sie als solche überhaupt zu erkennen. Bei Flemming-Material erscheint

---

[1]) H. Lundegårdh, Fixierung, Färbung u. Nomenklatur d. Kernstrukturen. Arch. f. Mikr. Anat., Bd. 80, S. 272.

der Kerninhalt etwas dichter, infolgedessen ist es hier fast unmöglich, die Karyosomen zu unterscheiden. Besonders geeignet ist hingegen die Fixierung mit Keiser. Die feineren Teile des Gerüstwerkes sind scheinbar durch die Härtungsflüssigkeit zerstört, deshalb treten die gröberen und infolgedessen auch die Karyosomen stark hervor. Aus diesem Grunde hatte ich häufig, vor allen Dingen bei der Färbung mit Fuchsin-Jodgrün, den Eindruck, als ob das ganze Kerngerüst aus größeren und kleineren Karyosomen, die durch feinere Wände miteinander verbunden seien, aufgebaut wäre. Im allgemeinen jedoch sind die Karyosomen bei Sagittaria gegenüber denen bei einigen später behandelten Objekten recht wenig hervortretend. Dicht umschlossen von dem Gerüst findet man 1 – 4 Nucleolen, in denen zumeist eine oder mehrere Vacuolen zu erkennen sind. Schon im Leben läßt sich nie ein Hof um den Nucleolus erkennen. Auch bei Material, das mit den verschiedensten Flüssigkeiten gehärtet wurde, konnte nie das Vorhandensein eines solchen festgestellt werden. Ein Beweis mehr, daß die Fixierung nicht Höfe um die Nucleolen zu erzeugen braucht und man diese immer als Schrumpfungsprodukte auffassen müßte.

In der Interphase (Tafel I, Figur 6) ist das Gerüstwerk des Kernes fast ebenso aufgebaut, wie bei typischer Ruhe. Es zeigt schwammig-fädige Struktur, bei der auch dichtere Teile zu beobachten sind, ohne daß sich hier jedoch die Karyosomen noch als wohlumschriebene Körper erkennen ließen. Mit Bestimmtheit sind sie nur bei typischen Ruhekernen festzustellen. Der Nucleolus, auch in diesem Zustand immer unbehöft, nimmt hier häufig eine recht unregelmäßige Gestalt an. Auf das Nähere werde ich auch in diesem Punkte später zu sprechen kommen.

Butomus umbellatus.

Nicht so gut, wie die beiden oben beschriebenen, ist der Kern von Butomus umbellatus für das Studium der Kernteilung geeignet. Der Ruhekern weicht in seinem äußeren Aussehen und in seinem inneren Aufbau von den Kernen der beiden bisher betrachteten Objekte ab. Auch in der Größe kommt er ihnen nicht ganz gleich. Sein Gerüstwerk bietet an gehärtetem Material, besonders bei Merkel und Flemming ein verhältnismäßig dichtes Aussehen. Anscheinend ist es aus Tröpfchen aufgebaut, die durch Fäden und Gerinnsel miteinander verbunden sind. Häufig treten auch einzelne Gerüstteile besonders stark hervor. Ein verhältnismäßig kleiner körnchenfreier Hof, der sich an gefärbtem Material (ich spreche, wie schon erwähnt, dabei immer von mit Merkel fixiertem) mitunter nur schwer feststellen läßt, umgibt meist die vorhandenen rundlichen Nucleolen, die häufig vacuolisiert sind. (Tafel I, Figur 5.) An lebendem Material gelang es mir nicht, festzustellen, ob der Hof tatsächlich präformiert

ist; er könnte hier eventuell durch die Wirkung der Fixage entstanden sein. An Keiser-Material erscheint der hyaline Hof allerdings bedeutend größer. Dieses von dem im Leben beobachteten stark abweichende Aussehen ist somit bestimmt auf die Wirkung der Fixierungsflüssigkeit zurückzuführen, zumal bei dieser Fixage auch das Kerngerüst sich stark zu verändern scheint. In das bei Keiser-Material mehr fädig aussehende Gerüstwerk finden wir schön ausgebildete Karyosomen eingelagert, die im allgemeinen ein unregelmäßiges Aussehen zeigen und zwischen den hier stark zurücktretenden Karyotinelementen harmonisch verteilt liegen. Das klare Hervortreten der Karyosomen, auf deren Vorhandensein man bei Merkel-Material höchstens durch das an manchen Stellen stärker ausgebildete Gerüst aufmerksam werden dürfte, ist unbedingt auf die Wirkung des Härtungsmittels zurückzuführen, das nur die stärkeren Karyotinelemente nicht zerstörend angreift. Der innere Bau des Kerns während der Interphase (Tafel I, Figur 7) unterscheidet sich wenig von dem bei typischer Ruhe. Ein Unterschied besteht wohl lediglich in einem bei den Kernen der Teilungszone deutlicher hervortretenden Gerüst. Material, das mit Keiser fixiert war, zeigte jedoch auch während der Interphase — und hier noch deutlicher als bei typischer Ruhe — wohlumschriebene Karyosomen, die sich stark von den übrigen Teilen des Karyotingerüstes abheben. (Tafel I, Figur 9.) Auf das Nähere über die Karyosomen komme ich später zurück.

Im allgemeinen sind die Zellen der Monocotyledonen mit größeren Kernen ausgestattet, als die der Dicotyledonen. Jedoch besitzen die den Monocotylen wohl nahestehenden Ranunculaceen und Nymphaeaceen, die ja auch bei meinen Untersuchungen verwendet wurden, besonders große Kerne. Die Vorgänge bei der Kernteilung ließen sich deshalb bei diesen Objekten ebensogut verfolgen, wie bei den untersuchten Monocotylen.

Ranunculus reptans.

Von den Ranunculaceen bearbeitete ich: Ranunculus reptans; R. aquatilis; R. divaricatus. Bei der Mitteilung meiner Befunde möchte ich mich auf R. reptans beschränken, der besonders eingehend untersucht wurde. Da ich bei meinen ersten Beobachtungen feststellen konnte, daß bei den drei Ranunculaceen der Kern sich während der Ruhe und bei der Teilung gleich verhält, glaubte ich, mich mit den Befunden bei R. reptans begnügen zu können.

Bei R. reptans ist der Kern, wie bereits gesagt, verhältnismäßig groß, kugelig bis ellipsoidisch. Bei typischer Ruhe besitzt er ein dichtes, aus feinen anastomosierenden Tröpfchen aufgebautes Gerüstwerk, das ein sehr gleichmäßiges Aussehen zeigt, mitunter jedoch

an einzelnen Stellen etwas stärker hervortritt. Im Inneren liegen meist 1—2, jedoch auch hin und wieder 3—4 rundliche oder längliche Nucleolen, in denen auch eine oder mehrere Vacuolen beobachtet werden können. Die Nucleolen werden von einem kleinen hyalinen Hof umgeben, der jedoch an Material, das mit Keiser fixiert wurde, infolge der Wirkung dieser Flüssigkeit, bedeutend größer als an lebendem Material erscheint. Der allgemeine Aufbau des Kerngerüstes bei fixiertem Material entspricht ziemlich genau dem im Leben beobachteten. Infolge der Dichtigkeit konnte ich bei Merkel- und Flemming-Material Karyosomen nur hin und wieder und nur sehr wenig hervortretend auffinden. Deutlich jedoch ließen sich Karyosomen an Material feststellen, das mit Keiser gehärtet und mit Heidenhain gefärbt war. (Tafel IV, Figur 1.) Das hier weniger dichte und mehr fädig erscheinende Gerüst — ein Aussehen, das wohl auf die das feinere Gerüst auflösende Wirkung der Fixage zurückzuführen ist — ließ die Karyosomen besonders schön hervortreten. Die Karyosomen, größere und kleinere, heben sich von dem sie umgebenden Gerüstwerk deutlich ab und liegen, ohne eine bestimmte Anordnung erkennen zu lassen, im Kernraum harmonisch verteilt. Meist zeigen sie ein unregelmäßiges, etwas längliches Aussehen. So stark die auflösende Wirkung von Keiser auch sein mag, jedenfalls werden größere Karyotinmassen, denn als solche müssen ja die Karyosomen aufgefaßt werden, nicht so leicht zerstört. Aus den angeführten Gründen geht demnach hervor, daß sich zur Beobachtung von Karyosomen am besten Material eignet, das mit Keiserscher Flüssigkeit gehärtet ist, während andererseits solches, das mit Merkel und Flemming fixiert wurde, ein naturgetreueres Bild von dem feineren Aufbau des Gerüstwerkes gibt.

In den Interphase-Kernen treten die Karyotintröpfchen etwas stärker hervor. Das allgemeine Aussehen ändert sich aber kaum. Ebenso deutlich wie bei typischen Ruhekernen lassen sich auch während der Interphase besonders bei Keiser-Material die Karyosomen beobachten.

Nymphaea alba.

Bei Nymphaea alba besitzt der typische Ruhekern meist eine kugelige Gestalt. Das Gerüstwerk erscheint viel lockerer aufgebaut, als das der bisher untersuchten Objekte. (Tafel I, Figur 8.) Es besteht zumeist aus einem Maschenwerk, in das unregelmäßig geformte, rundliche bis längliche Klümpchen eingebettet liegen. Diese Körper, besonders aber die größeren — ich bezeichnete sie bereits bei einigen vorher bearbeiteten Objekten als „Karyosomen" — nehmen wohlumschriebene Formen an, zeigen jedoch innerhalb des Gerüstwerkes keine bestimmte Anordnung. Auf ihre Zahl und ihre weitere Bestimmung während der Karyokinese werde ich noch im Prophase-

stadium näher zu sprechen kommen. Inmitten des Kerngerüstes liegen von einem verhältnismäßig großen, körnchenfreien Hofe umgeben 1—2 rundliche Nucleolen, die im Inneren häufig eine oder mehrere Vacuolen erkennen lassen. Bereits im Leben ließ sich mit Bestimmtheit ein Hof um den Nucleolus beobachten, während ich die Karyosomen als solche nicht mit dieser Genauigkeit feststellen konnte. Infolge der verschiedenartigen Lichtbrechungsverhältnisse lassen sich die Umrisse der Karyosomen nicht näher festlegen, und das Gerüst erscheint an manchen Stellen als sehr dicht, an anderen dagegen als sehr locker aufgebaut. Besonders schön lassen sich jedoch auch hier die Karyosomen an Material beobachten, das mit Keiserscher Flüssigkeit gehärtet wurde, da durch diese Fixage die feineren Teile des Fadenwerkes, wie schon gesagt, wohl aufgelöst sein dürften. Ein grobmaschiges Netz oder besser noch Balkenwerk umschließt größere und kleinere Karyosomen, die ein gleiches Verhalten wie die übrigen Teile des Gerüstes zeigen. Ebenso deutlich wie in typischen Ruhekernen treten die Karyosomen aus dem Kerngerüst im Interphasestadium hervor. (Tafel IV, Figur 2.) Das allgemeine Aussehen des Gerüstes ähnelt dem der typischen Ruhe. Von irgend welcher bestimmten Anordnung des Karyotins, abgesehen von dem Vorhandensein der Karyosomen, ist nichts zu beobachten.

Nuphar luteum.

Der typische Ruhekern von Nuphar gleicht ziemlich genau dem von Nymphaea alba. Seine Gestalt ist kuglig bis ellipsoidisch. Die Struktur des Gerüstes zeigt einen lockeren Aufbau aus Tröpfchen und Fäden, in deren Maschenwerk (Tafel III, Figur 1) sich schön ausgebildete große und kleine Karyosomen beobachten lassen. Von einer bestimmten Anordnung dieser Körper konnte ich nichts bemerken. 1—2 häufig vacuolisierte Nucleolen liegen im Inneren des Gerüstes. Der jeden Nucleolus umgebende, verhältnismäßig große Hof ist, wie Beobachtungen an lebendem Material zeigten, präformiert. Wie bei anderen Objekten, so lassen sich auch hier die Karyosomen besonders schön an Material bestimmen, das mit Keiser gehärtet wurde.

Wohlumschrieben treten auch während der Interphase bei Nuphar die Karyosomen aus dem Gerüst, das selbst stärker ausgebildet ist als bei typischer Ruhe, hervor.

Der Aufbau des Kerngerüstes im Ruhestadium kann bei verschiedenen Objekten, wie ja auch aus den Befunden zu ersehen ist, ein recht verschiedenes Aussehen zeigen. Bei einer bestimmten Art aber bleibt er meist konstant, von Unterschieden, die von der Fixage hervorgerufen werden, dabei natürlich abgesehen. Inwieweit über-

haupt die Fixierungsflüssigkeiten verändernd auf die feinere Struktur des Ruhekerns einwirken, läßt sich schwer sagen, da sich ja auch im Leben der Aufbau der zarten Karyotinelemente mit den uns zur Verfügung stehenden Mitteln nicht ganz einwandfrei feststellen läßt. Am besten scheinen Merkel- und Flemmingsche Fixage die Konfiguration des wohl aus zähflüssigem Karyotin aufgebauten Gerüstwerkes zu erhalten. Bei besonders feiner Verteilung des Karyotin erscheint das Kerngerüst meist körnig, netzartig oder schwammig, wobei die einzelnen Teile miteinander anastomosieren dürften. In keinem Falle konnte ich bei meinen Untersuchungen eine bestimmte Anordnung der Karyotinelemente des Ruhekerns beobachten, die auf eine bevorstehende Teilung hindeuten könnte.

Wenn ich bei der Beschreibung des Ruhestadiums der Kerne verschiedener Objekte auch von der Kernmembran gesprochen habe, so möchte ich doch an dieser Stelle hervorheben, daß man unter der Bezeichnung Kernmembran nicht eine Membran im allgemeinen Sinne des Wortes verstehen, sondern darin lediglich eine den Kerninhalt nach außen umschließende Wandung sehen soll. Im allgemeinen läßt sich eine Wandung um den Kern überhaupt erst an toten, gefärbten Präparaten beobachten; im Leben konnte ich nie mit Bestimmtheit auf das Vorhandensein einer den Kern umgebenden, deutlich abgegrenzten Plasmaschicht schließen. Diesen Umstand möchte ich jedoch auf einen zu geringen Unterschied in dem Lichtbrechungsvermögen des Kerngerüstes und der Kernwandung zurückführen. Im Gegensatz zu einer Membran dürfte die Kernwandung wohl aus lebendem Eiweiß aufgebaut sein, das ich nach meinen Beobachtungen direkt als Karyotin bezeichnen möchte, da es sich wie das übrige Gerüst aktiv bei der Karyokinese betätigt. Jedenfalls ist die Plasmaschicht nicht als eine das Kerngerüst lose umschließende Haut aufzufassen, im Gegenteil schien sie mir stets innig mit den übrigen Karyotinelementen des Kernes in Verbindung zu stehen. Genauere Angaben über den Aufbau der Kernwandung lassen sich kaum geben. Nach meinen Beobachtungen an fixiertem und gefärbtem Material halte ich sie für hyalin, vielleicht dürfte sie auch von etwas festerer Konsistenz als das Kerngerüst sein.

In der Literatur finden wir häufig recht einseitige Angaben über die Struktur des Kernes im Ruhestadium; bald wird sie als fädignetzartig, bald als rein fädig, granuliert oder wabig bezeichnet. Diese Ergebnisse beruhen wohl zum Teil auf Beobachtungen, die zumeist an Objekten gemacht wurden, die immer mit einer bestimmten Flüssigkeit gehärtet waren. Selten dürften vergleichende Untersuchungen an verschieden fixiertem Material mit lebendem dabei angestellt worden sein.

Einen fädig-netzartigen Aufbau des Gerüstwerkes gibt bereits Flemming[1]) an. Strasburger[2]) hingegen spricht sich mehr für eine rein fädige Struktur aus. Nach diesem Forscher sind dem „achromatischen“ Fadenwerke, dessen Substanz er als „Linin“ bezeichnet, stark färbbare, verschieden große Körnchen — „Chromatinkörnchen“ — eingelagert. Nach Strasburger[3]) läßt es sich nicht mit objektiver Sicherheit feststellen, ob ein oder mehrere Kernfäden in der Kernhöhle vertreten sind. Ebenso schwer ist es, in dem ruhenden Kern eine bestimmte Anordnung der Fäden zu unterscheiden. Fast alle Forscher traten am Ende des vorigen Jahrhunderts für den Aufbau des Kerngerüstes aus zwei verschiedenen Substanzen „Chromatin und Linin“ ein. In der neueren Literatur jedoch werden diese Angaben zum mindesten stark angezweifelt. Auch meine Befunde lassen nicht auf zwei verschiedene, das Gerüstwerk aufbauende Substanzen im Kern schließen. Im Gegenteil glaubte ich bei meinen Untersuchungen genau beobachten zu können, daß Tröpfchen, Fäden, Klümpchen und andere Gebilde des Kerngerüstes nur aus einer und derselben Substanz — „Karyotin“ — bestehen. Bereits van Wisselingh[4]) kam zu der Überzeugung, daß der Kern keine rein fädige Struktur besitzt. „Das Gerüst besteht aus kleinen Körperchen, Klümpchen und Körnern, welche alle durch sehr dünne Fäden mit einander verbunden sind. Die genannten Körperchen und Fädchen sind gleicher Natur.“ In den Hauptzügen werden diese Angaben von Grégoire und Wygaerts[5]) bestätigt. Nach diesen beiden Forschern besteht das Gerüst nur aus „Chromatin“. Gegen diese Anschauung wendet sich wieder Strasburger[6]) auf das allerbestimmteste. Er glaubt nach neueren Untersuchungen noch an seiner früheren Ansicht festhalten zu müssen. Die neuere Auffassung, nach der das Gerüst nur aus einer Substanz aufgebaut erscheint, führt er darauf zurück, daß „die starke Verteilung der chromatischen Elemente im Kerngerüst und dessen Imprägnierung mit Nucleolarsubstanz zusammenwirken, um den Eindruck einer einheitlichen Reaktion der gesamten Kernsubstanz hervorzurufen“. Wenige Jahre später weist von neuem ein Forscher — H. Lundegårdh[7]) — auf die Ungeeignet-

[1]) W. Flemming, Zellsubstanz, Kern- u. Zellteilung, Leipzig 1882, S. 100.

[2]) E. Strasburger, Über Kern- und Zellteilung, Jena 1888, S. 28/29.

[3]) Derselbe, l. c. S. 29.

[4]) C. v. Wisselingh, Über das Kerngerüst, S. 158/159.

[5]) Grégoire et Wygaerts: La réconstitution du noyeau et la formation des chromosomes . . . La Cellule. J. XXI, fasc. 1903, S. 7.

[6]) E. Strasburger, Typische und allotypische Kernteilung, 1906, S. 415.

[7]) H. Lundegardh, Fixierung, Färbung und Nomenclatur der Kernstrukturen, 1912.

heit der bisher benutzten Termini „Chromatin“ und „Linin“ oder „Achromatin“ hin. Er kann im Kerngerüst nur eine Substanz feststellen und schlägt deshalb den, wie schon erwähnt, auch von mir gebrauchten Namen „Karyotin“ für die Substanz des Zellkerns vor, die sich in der Prophase zu den Chromosomen entwickelt. Er erörtert dabei die Gründe, die ihn zu dieser Bezeichnung veranlaßten.

Bei meiner Beschreibung des Kerngerüstes im Ruhezustand habe ich darauf hingewiesen, daß jedenfalls das Gerüstwerk nicht aus zwei verschiedenen Substanzen „Chromatin“ und „Linin“, sondern vielmehr nur aus einer, dem „Karyotin“, aufgebaut sein dürfte. Rein physikalisch betrachtet, müßte das Karyotin, dann eigentlich immer gleichartig geformt, einen bestimmten Aufbau des Kerninhaltes bedingen. Wie ich jedoch hervorhob, kann die Gestaltung des Karyotins im Kern recht verschieden sein. Es können miteinander anastomosierende Tröpfchen, größere Klümpchen und alle möglichen verschieden geformten Strukturen auftreten. Fragt man sich nun, wie ist es möglich, daß derartige Verschiedenheiten beim Aufbau des Kerngerüstes vorkommen, so kann man dafür nur gewisse mutmaßliche Erklärungen geben. Das Karyotin ist wohl sicher aus Eiweißverbindungen zusammengesetzt, deren chemische Bestandteile man jedoch bis jetzt noch nicht hat definieren können, deren Eigenschaften man also nicht kennt. Da diese Eiweißverbindungen des Kerns als Träger des Lebens aufzufassen sind, dürften diese Erscheinungen, die sich so abweichend toter Materie gegenüber verhalten, besonders auf die Lebensbedingungen zurückzuführen sein. Eine große Rolle spielt jedenfalls dabei auch die Oberflächenspannung.

Nach rein chemischen und physikalischen Grundsätzen läßt sich diese Frage überhaupt nicht beurteilen, da uns ja im Karyotin eine lebende Substanz vorliegt. Was aber Leben bedeutet, und welche Kräfte dabei wirksam sind, entzieht sich zum größten Teile unserer Beobachtung und Beurteilung.

Sehr schwierig ist es, wie bereits gesagt, die genaue Struktur des Ruhekerns, den wir ja mit unseren Mitteln schwerlich naturgetreu fixieren können, zu ermitteln. Auch lebendes Material ist infolge der verschiedenen Lichtbrechungen der Kernsubstanzen für eine genaue Beobachtung der Struktur des Kerngerüstes wenig geeignet. Für das Verständnis der Karyokinese dürfte eine Ermittelung der feinsten Einzelheiten im Gerüstwerk des Ruhekerns wohl überhaupt nur von untergeordneter Bedeutung sein.

Wichtiger erscheint es mir dagegen, auf die bei vielen Objekten — wie ja auch bei den meisten der von mir untersuchten — im Kerngerüst beobachteten Klümpchen und Anhäufungen etwas näher einzugehen. Für diese Körper, die in der Literatur fast immer in gleicher

Weise gedeutet werden, sind recht verschiedene Bezeichnungen gebraucht worden. In meiner Arbeit habe ich mich — wie bereits gesagt — der Lundegårdhschen Benennung „Karyosomen“ bedient.

Durch eingehende Untersuchungen und Beobachtungen glaube ich festgestellt zu haben, daß die Karyosomen weiter nichts sind als stärkere Anhäufungen von Karyotin im Gerüstwerk.

Ebenso wie dieses liefern sie jedenfalls Material für den Aufbau der Chromosomen und sind infolgedessen wohl am besten als stärker hervortretende Teile des Kerngerüstes anzusprechen.

Als einseitig muß man wohl die Ansicht Tellyesnickys[1]) kennzeichnen, nach der alle Kerne ein Gerüst besitzen sollen, das nur aus größeren oder kleineren freiliegenden Karyosomen aufgebaut sein soll. Jedenfalls dürfte diese Auffassung nur in vereinzelten Fällen zutreffend sein.

Bei den von mir untersuchten Monocotylen fand ich bereits im Ruhekern von Sagittaria sich vom Gerüst abhebende, wenn auch verhältnismäßig kleine Karyosomen; wohl ausgebildet konnte ich Karyosomen jedoch bei Butomus in typischer Ruhe und noch besser in Interphasekernen erkennen. Ein besonders schönes Material für das Studium dieser Körper bieten dann alle mir vorliegenden Dicotylen. Durch diese Tatsache wird Lundegårdhs[2]) Bemerkung bestätigt, „daß Kerne mit deutlichen Karyosomen besonders unter den Dicotylen verbreitet zu sein scheinen, während viele Monocotylen mit Kernen versehen sind, die im Gerüst keine Karyosomen erkennen lassen.“

Schon seit den Anfängen des Kernstudiums finden wir in der Literatur Angaben über Karyosomen, die zwar meist anders benannt und mitunter auch etwas abweichend gedeutet wurden. Jedenfalls dürften die von Flemming[3]) beschriebenen „Netzknoten“ bereits mit den Karyosomen homolog sein. Flemming beschreibt bei den meisten Kernarten eine mehr oder weniger unregelmäßige Anordnung, zugleich sind auch die Bälkchen des Gerüstes nicht durchweg gleich dick. Stellenweise erscheinen sie ihm zu Knoten oder stärkeren Strängen angeschwollen, die er kurz „Netzknoten“ nennt, und die nicht mit den wahren Nucleolen zu verwechseln sind. „Die Substanz jener Verdickungen verhält sich und reagiert ebenso wie die dünneren Gerüstbälkchen.“

---

[1]) K. Tellyesnicky, 1902, Beitr. z. Theorie der Fixation. . . . Arch. f. mikr. Anat. Bd. 62.

[2]) H. Lundegårdh, Das Karyotin im Ruhekern und sein Verhalten bei der Bildung. Arch. f. Zellforschung Bd. 9, H. 2, S. 282.

[3]) W. Flemming, Zellsubstanz, Kern- und Zellteilung. Leipzig 1882, S. 101/102.

Mit Flemmings „Netzknoten" scheinen mir auch Rosens[1]) „Pseudonucleolen" identisch zu sein. Als wohlumschriebene Körper konnte Rosen die „Pseudonucleolen" bei Scilla sibirica beobachten, während sie ihm bei Hyacinthus und anderen Liliaceae durch kleine Körnchen ersetzt erscheinen, „die sich wenig oder gar nicht von den Bestandteilen des chromatischen Kerngerüstes unterscheiden." „Ihrer Substanz nach halte ich sie für identisch mit dem chromatischen Kerngerüst, und zwar stütze ich mich hierin nicht nur auf den Vergleich mit anderen untersuchten Liliaceae, sondern speziell auch auf meine Beobachtungen über das Verhalten der Pseudonucleolen bei der Karyokinese. Man findet nämlich leicht, daß sie mit Beginn der ersten Vorbereitungen zur Kernteilung verschwinden, indem sie sich an der Bildung des oder der Kernfäden beteiligen; ja, ihre Substanz macht die Hauptmasse der Kernfäden aus." Rosens Beobachtungen bestätigen bald darauf Zacharias[2]) und dann Zimmermann[3]). Die „Chromatinkugeln" Zimmermanns, die an verschiedenen Objekten von recht verschiedener Größe sein können, sind zweifellos nichts anderes als Rosens Pseudonucleolen. Diese Befunde, speziell die Rosens, decken sich in jeder Beziehung mit den Beobachtungen, die ich bei eingehender Untersuchung des Ruhekerns besonders bei den Nymphaeaceae hinsichtlich der Karyosomen machen konnte. Demnach scheinen jedenfalls Flemmings „Netzknoten", Rosens „Pseudonucleolen" und Zimmermanns „Chromatinkugeln" mit meinen Karyosomen identisch zu sein, die als solche in der neuzeitlichen Literatur von den meisten Forschern in gleicher Weise aufgefaßt und gedeutet werden. In den letzten Jahren haben sich eine Reihe von Forschern eingehender mit den Verhältnissen betreffs der Karyosomen im Kerngerüst beschäftigt. Unter anderem werden Angaben über die Zahl der Karyosomen gemacht, die der Chromosomenzahl des betreffenden Objektes entweder gleich oder doch nahezu gleich sein soll. Auf diesen Umstand wies als erster Rosenberg[4]) bei verschiedenen von ihm untersuchten Objekten hin. Ähnliche Angaben machten bald darauf Overton, Laibach, Malte, Lundegårdh und Geerts. (Näheres über diese Befunde und die Literatur siehe Lundegårdh, Das Karyotin im Ruhekern und sein Verhalten etc. . . .

[1]) F. Rosen, I. Über tinktionelle Unterscheidung verschiedener Kernbestandteile. Beitr. z. Biol. d. Pflanzen Bd. 5, S. 448/49.

[2]) E. Zacharias; Über das Verhalten des Zellkerns in wachsenden Zellen. Flora 1895, S. 220/221.

[3]) A. Zimmermann, Die Morpholog. u. Physiol. d. pflanzl. Zellkerns. Jena 1896, S. 38.

[4]) O. Rosenberg, Über die Individualität der Chromosomen im Pflanzenreich. Flora, Bd. 93, S. 251.

S. 276 und folg.) Eine schwankende Zahl von Karyosomen, die jedoch hin und wieder einmal mit der Chromosomenzahl übereinstimmen kann, fanden dem gegenüber Forscher, wie Strasburger, Miyake, Mottier, Guttenberg, Gates, Davis, Nemec und auch Lundegårdh. (Näheres siehe Lundegårdh l. c. S. 278 und folg.) Nach meinen Untersuchungen und Beobachtungen kann ich nur die Befunde der letztgenannten Forscher bestätigen und mich ihrer Auffassung anschließen. Nach meinen Feststellungen muß ich jedenfalls eine schwankende Zahl von Karyosomen annehmen, die jedoch mitunter allerdings nur wenig von der Chromosomenzahl abzuweichen scheint. Unter allen Umständen ist aber eine Karyosomenzählung recht schwierig durchzuführen, meist sogar überhaupt unmöglich, da sehr häufig in einem Objekt die Größenverhältnisse der Karyosomen ganz verschieden sind, und sicherlich die kleinsten durch die Wirkung der Fixage zerstört sein können. Da unsere Mittel noch nicht ausreichen, um eine einwandfreie, objektive Beurteilung dieser Frage zuzulassen, dürfte jedenfalls vorläufig darüber noch keine Einigung zu erzielen sein.

Lundegårdh[1]) erscheint es bemerkenswert, „daß Pflanzen mit kurzen Chromosomen häufig wohlausgebildete Karyosomen in den Ruhezuständen und Interphase zu besitzen scheinen.“ Nach meinen Befunden ist dieser Bemerkung nur zuzustimmen, denn ich fand, daß gerade die Nymphaeaceae, die besonders dicke kurze Chromosomen besitzen, mit verhältnismäßig recht großen Karyosomen ausgestattet sind, während Sagittaria nur kleinere Karyosomen, dagegen lange Chromosomen besaß. Eine Mittelstellung dürften Butomus und Ranunculus einnehmen, bei denen deutliche Karyosomen sich beobachten lassen, und deren Chromosomen länger als die bei Nymphaea und kürzer als die bei Sagittaria sind. Inwieweit bei anderen Objekten diese Bemerkung zutrifft, kann ich natürlich nicht beurteilen.

Was die Entstehungsweise der Karyosomen anbetrifft, so möchte ich nach den von mir gemachten Beobachtungen annehmen, daß sie von zweierlei Art ist. Jedenfalls schien es mir, als ob einmal bei dem Zerfall der Chromosomen kleinere Karyosomen entstünden, die entweder weiter zerkleinert ein dichtes Gerüstwerk bilden, oder größer bleibend als Karyosomen anzusprechen sind. Ein andermal, bei Sagittaria, schien es mir, als ob die Karyosomen durch spätere Lokalisation des Karyotins gebildet würden; denn bei diesem Objekt ließen sie sich nur im typischen Ruhestadium beobachten. Auf beide Entstehungsweisen geht auch bereits Lundegårdh[2]) näher ein.

---

[1]) Lundegårdh, Das Karyotin im Ruhekern und sein Verhalten ... Arch. f. Zellforschung, Bd. 9, Heft 2, S. 281.

[2]) Ebenda, S. 284.

Eine bestimmte Anordnung dieser Körper im Gerüst, eine Spaltung oder eine Paarigkeit konnte ich nicht feststellen.

Eine weitere Bedeutung als die, einer gewissen Lokalisation des Karyotins bei Beginn der Karyokinese zu dienen, möchte ich nach meinen Untersuchungen den Karyosomen nicht zuschreiben.

In kurzen Worten möchte ich auch noch über die Lage und die Befestigung des Nucleolus im Kernraum sprechen. Die physikalischen Gesetze dürften jedenfalls bei Untersuchungen einer mikroskopischen lebenden Materie nicht in gleicher Weise Anwendung finden, wie bei toter makroskopischer Substanz. Physikalisch und chemisch betrachtet werden wohl Kern und Nucleolus nicht aus ganz gleicher, wenn auch vielleicht aus recht ähnlicher Plasmasubstanz (Eiweiß) aufgebaut sein. Sicherlich werden die beiden Eiweißverbindungen in ihren spez. Gewichten nicht ganz übereinstimmen, damit ist aber natürlich auch sofort die Annahme verschiedener Oberflächenspannung beider Körper begründet. Mutmaßlich dürfte wohl das spez. Gewicht des Nucleolus, der zum mindesten ebenso kompakt aufgebaut erscheint, wie die Substanz des übrigen Kerngerüstes nicht leichter als das des Karyotins sein. Ist der Nucleolus, wie z. B. bei Sagittaria, fest von dem Karyotingerüst umschlossen, so ist damit natürlich auch seine Lage im Kernraum bestimmt; liegt hingegen das Kernkörperchen in einem kugligen hyalinen Raume, der, wie wir annehmen, von Karyolymphe erfüllt ist, so ist seine Lage selbstverständlich nicht unmittelbar festgelegt; zumal man der Ansicht ist, daß der Kernsaft, obwohl auch zähflüssig, nicht von so kompakter Konsistenz ist, wie der Nucleolus. Aus diesem Grunde könnte man vielleicht nicht ganz ungerechtfertigt annehmen, daß das spez. Gewicht des Nucleolus größer ist als der Karyolymphe. Daraus müßte sich rein physikalisch ergeben, daß das Kernkörperchen infolge seiner Schwere sich möglichst dem Erdmittelpunkt nähern, d. h. also herabsinken müßte.

Aus meinen Beobachtungen geht jedoch hervor, daß der Nucleolus zumeist, wenn auch nicht immer, in dem „hyalinen Hofe" eine zentrale Lage besitzt. Wie läßt sich nun diese Tatsache erklären?

Im Leben wirken sicherlich von überall Kräfte, die den eingeschlossenen Körper veranlassen können, sich in die Zone größter Ruhe — das ist eben der Kugelmittelpunkt — zu begeben.

Ist durch Wirkung irgendwelcher Kräfte aber ein Unterschied in den spez. Gewichten ausgeglichen, so ist andererseits natürlich rein physikalisch die Möglichkeit jedweder Lage des Nucleolus in dem von Kernsaft erfüllten Raume gegeben. Damit möchte ich die immerhin häufig verschiedene Lage des Kernkörperchens, das ja nicht immer zentral liegend beobachtet wurde, erklären.

Auffallend ist es, daß der Nucleolus nie der Wandung des von

der Karyolymphe erfüllten Raumes anliegt, sondern stets in einer gewissen Entfernung von dieser, und zwar zumeist im Mittelpunkt des Hohlraumes zu finden ist. Diese Tatsache läßt sich vielleicht durch die Annahme vitaler Kräfte erklären, die allseitig abstoßend auf den Nucleolus einwirken. Da die Karyolymphe aber zumeist einen hohlkugelartigen Raum erfüllt, muß nach dem eben Gesagten der Nucleolus eine zentrale Lage einnehmen.

Nach diesen Ausführungen scheinen mir also keine zwingenden Gründe vorzuliegen, die eine Befestigung des Nucleolus innerhalb eines hyalinen Hofes durch irgendwelche Plasmastränge verlangten.

Prophase.

Nicht lange bleiben die Kerne des Wurzelmeristems im Zustand der Interphase, sondern sie gehen in zeitlich schneller Aufeinanderfolge in das Stadium der Prophase über, durch das in dem Kerninhalt ziemlich erhebliche Strukturveränderungen hervorgerufen werden.

Alisma Plantago.

Bei diesem Objekt macht sich der Beginn der Prophase sofort durch eine Vergröberung der feinen Karyotinelemente des Kerngerüstes bemerkbar. Der immerhin im Ruhe- und Interphasezustand ziemlich kompakte Aufbau des Kerninhaltes wird lockerer, da die kleinen Tröpfchen sich zu größeren zu vereinigen scheinen, und diese nicht mehr durch so viele zarte Fädchen miteinander in Verbindung stehen. (Tafel III, Figur 10.) Jedenfalls scheinen die jetzt an Masse größeren und weiter auseinanderliegenden Karyotintröpfchen durch weniger, jedoch stärkere Fädchen miteinander anastomosierend verbunden zu sein. (Tafel II, Figur 14.) Durch ein weiteres Verkürzen der Verbindungsfäden werden die Karyotintröpfchen einander allmählich mehr und mehr genähert.

Diese Stadien lassen sich besonders gut an Material beobachten, das mit Merkel fixiert und nach Heidenhain gefärbt ist, jedoch leistet hier auch Keiser-Material und Färbung mit Fuchsin-Jodgrün gute Dienste; hierbei ist aber immerhin zu bemerken, daß sicherlich ein großer Teil der natürlich noch verhältnismäßig feinen, der Anastomose dienenden Fädchen durch die Wirkung der Fixage zerstört sein dürfte, denn meistens zeigte bei Keiser-Material der Aufbau des Kernes in diesem Zustand ein Aussehen, als ob er nur aus größeren Tröpfchen bestünde, die in den besten Fällen durch wenige Fäden miteinander verbunden waren. (Tafel II, Figur 16.)

Durch ein fortwährendes Verschmelzen wird die Zahl der an Masse natürlich stetig zunehmenden Tröpfchen weiter stark reduziert. Dabei läßt sich gleichzeitig eine gewisse Anordnung dieser Elemente

in einzelne Züge, die den Kernraum durchsetzen, beobachten. (Tafel II, Figur 15.) Weitere Verkürzungen der Verbindungsfäden bedingen auch weitere Vereinigungen der Karyotinelemente, die ihrerseits allmählich eine längliche Form annehmen (Tafel I, Figur 10), und durch diese fortgesetzte seitliche Karyotinanlagerung nach und nach in eine fädige Gestalt übergehen. (Tafel I, Figur 12.) Auf diese Weise entsteht in dem Kernraum nach einiger Zeit ein Knäuel (Spirem) von dickeren Fäden oder Fadenstücken, der im weiteren Verlauf der Prophase immer dichter wird (Tafel I, Figur 11), wohl zum Teil auch eine Folge der in diesem Stadium zu beobachtenden Verkleinerung des Kernraumes. Sehr oft glaubte ich feststellen zu können, daß sich zwei nebeneinander liegende Fäden zu einem vereinigten. Inwieweit diese Beobachtung jedoch auf eine paarige Anordnung oder eine doppelte Anlage dieser Elemente hindeuten könnte, ließ sich leider nicht mit Genauigkeit beobachten. Nach meinen Feststellungen möchte ich eine derartige doppelte Anlage der Karyotinfäden nicht ganz in Abrede stellen, sondern vielmehr häufig für eine solche eintreten. Nicht leicht ist es ferner, eine Entscheidung darüber zu fällen, ob die durcheinander gewundenen Fäden und Schlingen ein continuierliches oder discontinuierliches Spirem bilden.

Aus verschiedenen Gründen, auf die ich noch zurückkommen werde, möchte ich mich jedoch für eine Discontinuität des Spirems aussprechen.

Ehe ich nun aber auf die weitere Veränderung der Karyotinelemente eingehe, muß ich unbedingt erst auf das Verhalten des Nucleolus während der beginnenden Prophase zu sprechen kommen. Der oder die an Masse immerhin beträchtlichen Nucleolen verlieren schon häufig bei beginnender Prophase ihre länglich-runde Gestalt, indem sie recht oft eine sichelförmige gekrümmte, mitunter sogar gelappte Form annehmen. (Tafel III, Figur 10.) Die im Innern des Kernkörperchens zumeist zu beobachtenden ein oder mehrere Vacuolen scheinen sich allmählich zu vergrößern und dürften infolge ihrer Raumvergrößerung schließlich zur Sprengung des Nucleolus führen und auf diese Weise seinen Zerfall in einzelne kleinere Teile bedingen. Jedenfalls konnte ich häufig Stadien beobachten, die mir auf einen derartigen Vorgang hinzudeuten schienen. Der Zeitpunkt, in dem eine Spaltung des Nucleolus eingetreten war, konnte nach meinen Feststellungen recht variieren. Mitunter fand ich das Kernkörperchen schon in früher Prophase in eine Anzahl kleinerer Teile zerlegt, die, im Kernraum sich verteilend, zwischen den Karyotinelementen lagerten (Tafel III, Figur 9), mitunter jedoch mußte der Zerfall erst später, während der Bildung des Spirems, vor sich gegangen sein, da die einzelnen Stücke sich zwischen den Schlingen des Spirems feststellen

ließen. Eine unbedingte Notwendigkeit ist jedoch der Zerfall des Nucleolus in einzelne kleinere Teile nicht, sondern das Kernkörperchen kann auch als Ganzes im Laufe der Prophase mehr und mehr an Masse verlieren.

Eine Zerstückelung des Nucleolus erscheint mir jedoch insofern günstiger, als sie die Auflösung seiner Masse bedeutend erleichtert. Aus diesen Gesichtspunkten ist es auch erklärlich, daß Kerne, in denen der Nucleolus als Ganzes erst allmählich sich auflöst, länger ungelöste Nucleolarsubstanz behalten, als solche, in denen der Nucleolus in kleinere Teile zerfiel.

Bei wohlausgebildetem Spirem jedoch waren in allen Fällen der Nucleolus oder seine Teile gelöst. Es würde zu weit führen, jetzt noch näher darauf einzugehen, welche Bedeutung der Nucleolarsubstanz während der Karyokinese zukommen dürfte. Später komme ich noch darauf zurück. Inzwischen sind auch Veränderungen in dem den Kern umgebenden Cytoplasma vor sich gegangen, die ich jedoch hier nicht zu berücksichtigen brauche, da sie, solange der Kern noch von einer Wandung umgeben ist, nur von sekundärer Bedeutung sind, denn erst während der Metaphase greifen die Veränderungen in Zelle und Kern in einander über und sind dann als koordinierte Vorgänge natürlich nicht mehr von einander zu trennen.

Das dichte Fadengewirr des Spirems, das sich ja, wie bereits berichtet, aus dem Kerngerüst heraus differenziert, beginnt nun seinerseits allmählich eine gewisse Anordnung in dem Knäuel zu zeigen. Es bilden sich einzelne Schlingen heraus, die harmonisch den Kernraum durchsetzen und miteinander nur noch durch wenige Anastomosen in Verbindung stehen. (Tafel I, Figur 13.) Diese Schlingen zeigen bereits eine Längsspaltung, die sich an guten Präparaten mit besonderer Leichtigkeit feststellen läßt. Infolge der natürlich verhältnismäßig engen Raumverhältnisse liegen die einzelnen Spiremschlingen selbstverständlich nicht ganz frei im Kernraum, sondern die einzelnen greifen ineinander, ja sie sind sogar häufig umeinander gedreht. Die mit den Spiremschlingen noch in inniger Verbindung stehende Kernwandung hat, wie sich jedoch nur an fixierten und gefärbten Präparaten beobachten läßt, schon recht stark an ihrer ursprünglichen Deutlichkeit eingebüßt und an Masse viel verloren. Nur an den besten Präparaten läßt sich noch ein feiner Kontur um den Kern beobachten. Allmählich schwindet jedoch auch diese feine Plasmaschicht. Damit ist aber den innerhalb des Kernraumes gedrängt liegenden Spiremschlingen Gelegenheit geboten, sich über einen größeren Raum zu entfalten. (Tafel IV, Photog. 3.) Unschwer läßt es sich nun feststellen, daß jede Schlinge ein längsgespaltenes Chromosom ist. Der Form nach sind die in ihren Umrissen jedoch

glatten Chromosomen sehr verschieden, zeigten aber immer irgend eine Biegung, so daß man alle möglichen gebogenen und hakenförmigen Gestalten beobachten konnte. (Tafel IV, Photog. 4 und 5.)

In kurzen Worten möchte ich nun noch auf die Wirkungen der Fixagen und Färbungen während des Spiremstadiums eingehen.

Am besten schien mir die Merkelsche Flüssigkeit die natürlichen Vorgänge zu erhalten. Die Umrisse der Spiremfadenstücke erschienen mir immer glatt und nicht zackig, wie mitunter in der Literatur angegeben wird. Auch die Spaltung des Chromosomen war am deutlichsten an Material zu beobachten, das mit Merkel gehärtet war; recht nahe steht in ihrer Wirkungsweise der Merkelschen die Flemmingsche Fixage. Weniger gut war Keiser, da sich hier häufig Verklebungen beobachten ließen, die ein Verdecken der Längsspalte bei den Chromosomen hervorriefen. Empfehlenswert ist in allen Fällen eine Färbung mit Heidenhain und Nachfärbung mit Bordeaux-Rot. Die anfänglich rotgefärbten Karyotinelemente nehmen allmählich ein mehr braunschwarzes Aussehen an. Die Chromosomen sind jedenfalls immer braun-schwarz gefärbt. Diese Färbung findet vielleicht ihre Begründung in einer chemischen Veränderung der Eiweißverbindungen während der Prophase. Inwieweit durch Aufnahme gelöster Nucleolarsubstanz derartige Verhältnisse hervorgerufen werden könnten, wage ich nicht zu entscheiden.

Bei Keiser-Material ist auch eine Färbung mit Fuchsin-Jodgrün zu empfehlen; die hier anfänglich blau erscheinende Karyotinsubstanz nimmt während des Spiremstadiums und beim Auflösen des Nucleolus allmählich eine mehr violette Färbung an; jedenfalls nicht ein Widerspruch zu dem Vorhergesagten.

Sagittaria sagittifolia.

Einen besonderen Aufbau des Gerüstes zeigte schon der Ruhekern von Sagittaria; während der Prophase jedoch lassen sich noch stärker von dem allgemeinen Aussehen abweichende Strukturen des Karyotins beobachten.

Allerdings deuten auch bei diesem Objekte Vergröberungen der Karyotinelemente des ruhenden Kerns auf den Beginn der Prophase hin (Tafel I, Figur 14 und Tafel II, Figur 18); aber die Art und Weise, wie die Vergröberung vonstatten geht, ist von der verschieden, wie wir sie zum Beispiel schon bei Alisma kennen lernten.

Das in der Ruhe mit einem Schwamm verglichene Aussehen des Kernes von Sagittaria wird auch während der ersten prophasischen Vorgänge im allgemeinen nicht geändert, doch läßt sich auch jetzt schon ein stärkeres Ansammeln der Karyotinsubstanz an einzelnen aus dem Gerüstwerk mehr hervortretenden Teilen des alveolisierten

Karyotinreticulums feststellen. (Tafel IV, Photog. 6.) Allmählich aber verschwindet ein großer Teil des feineren Gerüstes und der Anastomosen jedenfalls dadurch, daß sie ihre Masse an gewisse für eine Lokalisation des Karyotins bevorzugte und von vornherein sich aus dem Schwammgerüste deutlich hervorhebende Stellen abgeben.

Nur in vereinzelten Fällen konnte ich ein Zusammenziehen der Karyotinelemente in einzelne größere rundliche mit einander anastomosierende Tröpfchen beobachten. Einem dieser immerhin seltenen Fälle, nach denen man glauben möchte, daß auch bei Sagittaria das Karyotin während der Prophase sich in größeren Tröpfchen sammelt, habe ich in einer Photographie festgehalten. (Tafel IV, Photog. 7.) Im allgemeinen geht jedoch, wie bereits gesagt, die Vergröberung der Karyotinelemente, die schließlich zur Bildung der Chromosomen führt, bei Sagittaria in anderer Weise vor sich. In dem schwammigen Gerüstwerk verschmelzen nach und nach die feineren Teile immer mehr mit den von Anfang an stärker hervortretenden Stellen, die ihrerseits untereinander anastomosierend verbunden sind. Häufig glaubte ich dabei beobachten zu können, daß schon in diesem Stadium, noch ehe diese Teile eine Fadenform annahmen, sich eine Paarigkeit in der Anordnung miteinander verschmelzender Karyotinelemente ergab. (Tafel III, Figur 2.) Im weiteren Verlauf der Prophase verschmelzen die einzelnen Teile in der Art miteinander, daß innerhalb des Kernes die Lokalisation des Karyotins nicht überall gleichmäßig erfolgt; es bilden sich vielmehr besondere „Züge“ im Kernraum aus, in denen das Karyotin zusammengezogen wird, während die dazwischen liegenden Teile recht karyotinarm werden. (Tafel I, Figur 15.) Diese in Zügen angeordneten „Karyotinzentren“ entwickeln sich allmählich zu länglichen, gewundenen Fadenstücken, die im Kernraum, der seinerseits an Ausdehnung etwas verloren hat, harmonisch verteilt liegen. Durch ein weiteres Zusammenziehen der Substanz bilden sich Schlingen heraus, die in dem Spirem eine verhältnismäßig gleichmäßige Verteilung zeigen. (Tafel I, Figur 16.) Diese noch miteinander anastomisierenden Fadenstücke lassen bereits in diesem Stadium deutlich eine Längsspaltung erkennen. Auch bei Sagittaria möchte ich mich für eine Discontinuität des Spirems aussprechen. Im allgemeinen Teile werde ich auf diese Verhältnisse noch einmal zurückkommen. Während des bei diesem Objekte nicht allzudichten Knäuelzustandes werden nach und nach auch die Anastomosen eingezogen, und bald lassen sich innerhalb des Kernraumes die glatten, gebogenen und häufig umeinander gewundenen, längs gespaltenen Chromosomen als solche beobachten.

In den allermeisten Fällen ist in diesem Stadium der Nucleolus, auf dessen Verhalten ich jetzt kurz eingehen will, bereits verschwunden.

Häufig zeigte der Nucleolus schon während des Ruhezustandes ein nicht allzu regelmäßiges Aussehen. Während der Prophase lassen sich bei Sagittaria jedoch meist recht eigenartig gestaltete Kernkörperchen beobachten. In den seltensten Fällen zeigte der Nucleolus ein rundliches bis längliches Aussehen; häufig erscheint er sichelartig gebogen oder auch stark gelappt. Sehr oft war er mit pseudopodienartigen Fortsätzen ausgestaltet; dann wiederum erschien er bandartig gewunden oder auch traubenförmig aufgebaut usw. Bei keinem anderen Objekte konnte ich solche Unregelmäßigkeiten im Aufbau des Nucleolus feststellen, wie gerade bei Sagittaria. Im Inneren des Kernkörperchens ließen sich zumeist eine oder mehrere Vacuolen beobachten, die durch ein allmähliches Vergrößern ihres Volumens sicherlich häufig ein Zerkleinern des Nucleolus in einzelne Stücke zur Folge haben dürften. Übrigens konnte ich Stadien, bei denen der Nucleolus in mehrere kleine Teile zerfallen war, recht oft feststellen. Im Verhältnis zur Größe des Kernes erscheint die Masse des Nucleolus recht groß. Im Verlauf der Prophase nimmt sie jedoch bedeutend ab und ist bei beginnender Metaphase in den weitaus meisten Fällen ganz verschwunden. Allerdings konnte ich auch vereinzelte, doch immerhin seltene Fälle beobachten, wo ein recht geringer Bruchteil der Nucleolusmasse noch beim Beginn der Metaphase vorhanden war. Es dürfte bei dieser Arbeit jedoch zu weit führen, auf das eigentümliche Aussehen und Verhalten des Kernkörperchens bei Sagittaria während der Karyokinese noch näher einzugehen. Über die allgemeinen Vorgänge werde ich später noch berichten.

Sind im fortgeschrittenen Spiremstadium auch die letzten Anastomosen eingezogen, so liegt die färbbare Masse des Kernes gänzlich in den fadenförmigen Chromosomen vor. Die Kernwandung, die sich an gefärbtem Material bei beginnender Prophase wohlausgebildet beobachten ließ, wird im Verlauf der Prophase immer zarter und läßt sich während des Spiremstadiums nur noch recht schwer erkennen. Sind die Chromosomen als solche jedoch innerhalb des Kernes ausgebildet, so ist auch für die Wandung die Zeit für ein gänzliches Schwinden gekommen. Die länglichen, verschiedenartig gebogenen und gewundenen Chromosomen, die deutlich die Längsspaltung zeigen, treten nun mit dem Cytoplasma in Verbindung, so daß man ihre Gestalten infolge der vergrößerten Raumverhältnisse deutlich feststellen kann. Auf die währenddessen im Cytoplasma koordiniert den Vorgängen im Kern erfolgten Veränderungen, brauche ich ja jetzt nicht näher einzugehen, da beide doch erst während der Metaphase ineinander übergreifen.

Alle geschilderten Karyotinumlagerungen beobachtete ich, neben Untersuchungen an lebendem Material, das mir jedoch im allgemeinen

keinen näheren Einblick in die prophasischen Strukturveränderungen gestattete, an Material, das mit Merkelscher Flüssigkeit gehärtet wurde. Später verglich ich meine Befunde mit denen, die ich an mit Flemming und Keiser fixiertem Material machte. Größere Unterschiede konnte ich nicht feststellen und die einzelnen Bilder, die mir die Umlagerungen im Kern während der Prophase wiedergaben, entsprechen ziemlich genau dem auf drei verschiedene Arten gehärtetem Material. Am meisten möchte ich auch bei diesem Objekt eine Färbung des fixierten Materials mit Heidenhains Eisenhämatoxylin mit und ohne Nachfärben mit Bordeaux-Rot empfehlen.

Vortreffliche Dienste leistet bei Material, das mit Keiser fixiert ist, auch eine Färbung mit Fuchsin-Jodgrün. Dabei nimmt das Karyotin ein bläuliches und der Nucleolus ein rotes Aussehen an, während die Schlingen des Spirems und die Chromosomen im allgemeinen mehr violett gefärbt erscheinen. Bei Präparaten, die mit Heidenhain und Bordeaux-Rot gefärbt wurden, erscheint das Karyotin anfangs rot und der Nucleolus blau-schwarz. Im Verlauf der Prophase färben sich die Spiremschlingen mehr und mehr dunkel, schließlich schwarz.

Chemische Vorgänge oder vielleicht auch gelöste Nucleolarsubstanz dürften bei diesen Verhältnissen wohl eine ausschlaggebende Rolle spielen. In der vorliegenden Arbeit will ich mich jedoch mit diesen Vorgängen nicht näher beschäftigen.

Butomus umbellatus.

Der Aufbau des Kerngerüstes von Butomus zeigte bereits im Ruhestadium Abweichungen gegenüber dem von Alisma und Sagittaria. Auch während der Prophase gehen die Karyotinumlagerungen der drei Objekte nicht in allen Phasen übereinstimmend vonstatten. Allerdings scheinen sich Sagittaria und Butomus hinsichtlich der Strukturveränderung des Kerninhaltes während der Prophase näher zu stehen als jedes dieser beiden Objekte und Alisma. Wie schon erwähnt zeigen sich bei Material, das mit Merkel und Flemming gehärtet wurde, im Gerüst des Ruhekerns immer einige ziemlich stark hervortretende Stellen, die man als Karyosomen ansprechen muß. Ich wies bereits oben nach, daß nur der dichte Bau des Gerüstwerkes bei mit Merkel und Flemming fixiertem Material ein klares Hervortreten der Karyosomen verhindert, daß aber Material, das mit Keiserscher Flüssigkeit gehärtet wurde, uns nicht im Zweifel darüber läßt, daß diese stärker hervortretenden Stellen des Gerüstwerkes wirklich Karyosomen sind.

Der Beginn der Prophase macht sich, wie ja allgemein, auch hier durch eine Vergröberung der Karyotinelemente des Kernes bemerkbar.

Die stärker hervortretenden Teile des Gerüstes dürften sicherlich einer besseren Lokalisation des Karyotins dabei gute Hilfe leisten.

Es lassen sich denn auch bald an diesen Stellen größere Ansammlungen von Karyotin feststellen, wodurch diese Karyotinzentren sich nach und nach stärker aus dem Kerngerüst herausdifferenzieren. (Tafel I, Figur 17.) Allmählich nehmen diese bevorzugten Teile durch weitere Aufnahme der feinen Anastomosen und sonstiger Karyotinbildungen eine längliche, wohlumschriebene Gestalt an. Im weiteren Verlauf der Prophase entwickeln sich aus diesen länglichen Gebilden gewundene Schlingen, die in harmonischer Weise den Kernraum durchsetzen.

Da sich bei Butomus für die Beobachtungen der prophasischen Vorgänge am besten Material eignet, das mit Keiser fixiert ist, habe ich nur in kurzen Worten die Vorgänge geschildert, die sich an mit Merkel fixiertem Material verfolgen lassen; etwas näher will ich nun bei mit Keiser fixiertem Material auf die Karyotinumlagerungen während der Prophase eingehen.

Schon im Ruhestadium treten, wie bereits erwähnt, deutlich die Karyosomen aus dem Gerüstwerk hervor. Bei beginnender Prophase liefern die Karyosomen den sonstigen Karyotinstrukturen des Kernes willkommene Stellen, an denen eine weitere Lokalisation des Karyotins stattfinden kann. Es läßt sich denn auch in den ersten Stadien der Prophase mit Sicherheit eine Massenzunahme dieser Körper feststellen. Untereinander scheinen jedoch die Karyosomen auch während der Prophase noch anastomosierend verbunden zu sein. Allmählich scheint das Gerüst nur aus länglichen, untereinander anastomosierenden Gebilden zu bestehen, die durch weiteres Einziehen eines großen Teiles der Anastomosen eine immer längere Form annehmen. (Tafel II, Figur 19.) Nach meinen Beobachtungen möchte ich jedoch auch annehmen, daß häufig zwei oder mehrere der länglichen Karyotingebilde miteinander zu einem gebogenen oder gewundenen Fadenstücke verschmelzen, und daß nicht aus jedem Karyosom eine Schlinge des Spirems entsteht. Einen Beweis dieser Anschauung sah ich darin, daß die Zahl der späteren Chromosomen sicherlich beträchtlich kleiner war, als die hier immerhin große Anzahl von Karyosomen.

Das so entstandene Spirem besteht aus Schlingen, die noch durch einige Anastomosen in Verbindung stehen und im Kernraum in ziemlich gleichmäßiger Weise verteilt liegen. (Tafel I, Figur 19.) Bei diesem Objekt erschien es mir besonders leicht, die Discontinuität des Spirems, — allerdings gute Präparate vorausgesetzt —, zu erkennen. (Tafel I, Figur 20.) Sind die letzten Anastomosen eingezogen, so ist auch die Zeit für ein völliges Schwinden der an Masse auf ein Minimum gesunkenen Kernwandung gekommen. Die Schlingen, oder besser jetzt

Chromosomen, die in diesem Stadium immer eine Längsspaltung zeigen, treten nun mit dem Cytoplasma in Verbindung und damit in andere Verhältnisse über. Zu welcher Zeit die Längsspaltung hier zuerst auftrat, kann ich nicht mit Genauigkeit sagen. Gespaltene Karyosomen oder eine Paarigkeit in der Anlage der Karyotinelemente in früher Prophase konnte ich nicht feststellen. Da ja bei Keiser-Material häufig Verklebungen vorkommen, wäre es möglich, daß die Spiremschlingen doch etwas früher gespalten würden, als ich an derart gehärtetem Material beobachten konnte. Tatsächlich fand meine Annahme bei der Beobachtung von mit Merkel fixiertem Material Bestätigung. Ich konnte hier mit ziemlicher Sicherheit feststellen, daß schon in verhältnismäßig zeitigem Spiremstadium eine Längsteilung der Fadenstücke eintrat. Ob eventuell die Karyosomen schon eine Längsspaltung aufweisen, läßt sich natürlich nicht sagen, da ja die Karyosomen als solche bei Merkel-Material nicht einmal klar aus dem Kerngerüst hervortreten und Keisersche Fixage doch etwas alterierend auf die Kernbestandteile einwirkt.

Aus denselben Gründen wie bei den vorher behandelten Objekten brauche ich wohl auch bei Butomus zunächst nicht auf die Vorgänge einzugehen, die sich inzwischen in dem den Kern umgebenden Cytoplasma abgespielt haben.

Dagegen muß ich auf das Verhalten des Nucleolus in kurzen Worten eingehen. Der meist länglich-runde ziemlich große Nucleolus büßt im Verlauf der Prophase immer mehr an Masse ein und ist beim Beginn der Metaphase stets verschwunden. Des öfteren konnte ich daneben beobachten, daß der Nucleolus bei der Bildung des Spirems in einzelne Teile zerfallen war. Ich möchte diesen Zerfall, wie bereits früher, auch bei diesem Objekt auf eine Vergrößerung der häufig im Nucleolus zu beobachtenden Vacuole zurückführen, die schließlich durch die Ausdehnung des Hohlraumes im Innern eine Sprengung des Nucleolus bewirkt. Für ein leichteres Auflösen der gesamten Nucleolarsubstanz dürften diese Teilchen sicherlich günstiger sein, als der Nucleolus als Ganzes. Nicht Aufgabe dieser Arbeit ist es, weiter darauf einzugehen, was mit der gelösten Nucleolarsubstanz geschehen dürfte und welcher Wert dem Nucleolus während der Karyokinese überhaupt zuzuschreiben ist. Trotzdem werde ich in einem späteren Teil in kurzen Worten auf diese Verhältnisse eingehen.

Noch einmal möchte ich darauf hinweisen, daß bei diesem Objekt zu einer genauen Verfolgung der Vorgänge während der Prophase unbedingt Beobachtungen an Material erforderlich sind, das auf verschiedene Weise gehärtet ist. Ich führte bereits an, daß Merkelsche und Flemmingsche Flüssigkeit die Karyosomen nicht sich deutlich aus dem Gerüst abheben lassen, während Keiser die feinsten

Strukturen zerstört und dadurch den Karyosomen ein klares Hervortreten aus dem Gerüstwerk gestattet.

In der Färbung der Kernbestandteile während der Prophase kehren bei Butomus dieselben Verhältnisse wieder, die ich schon bei den vorher behandelten Objekten näher erörtert habe. Aus diesem Grunde brauche ich wohl nur auf das früher Gesagte zu verweisen.

Ranunculus reptans.

Die ersten Anzeichen, die auch bei diesem Objekt auf den Beginn der Prophase hindeuten, beruhen in einer Vergröberung und gleichzeitiger Lokalisation der Karyotinelemente des Kerngerüstes durch Zusammenziehen und Verschmelzen der feinsten Karyotinteilchen. Einen genauen Einblick in die prophasischen Vorgänge gewinnt man jedoch erst durch einen Vergleich der an verschiedenartig fixiertem Material gemachten Beobachtungen. Empfehlenswert ist es, einerseits die Feststellungen an mit Merkel und Flemming, anderseits an mit Keiser fixiertem Material zu machen und zu versuchen, die beiderseitigen Befunde miteinander in Einklang zu bringen.

Bereits bei der Bearbeitung des Ruhestadiums wies ich darauf hin, daß das Kerngerüst bei Material, das mit Merkel und Flemming gehärtet wurde, einen ziemlich dichten Aufbau zeigt, daß aber einzelne Teile stärker ausgebildet sind. Sobald das Prophasestadium begonnen hat, läßt es sich erkennen, daß diese stärker hervortretenden Stellen als kleine rundlich-längliche Karyosomen anzusprechen sind, die ihrerseits der Karyotinlokalisation gute Dienste leisten dürften. Durch ein Verschmelzen der feinsten Teilchen mit diesen Karyosomen zeigt das Gerüstwerk bald das Aussehen, als ob es nur aus kleinen miteinander anastomosierenden Karyotintröpfchen aufgebaut wäre. (Tafel I, Figur 18.) Ein Anordnen in gewisse Züge und ein allmähliches Verschmelzen einiger dieser Gebilde miteinander ruft schließlich Strukturen hervor, denen man ein perlschnurartiges Aussehen zusprechen kann. Im weiteren Verlauf der Prophase rücken die einzelnen Teile näher aneinander und gehen schließlich derart ineinander über, daß sich kurze bandförmige Bildungen beobachten lassen. (Tafel II, Figur 1.) Mit ziemlicher Sicherheit konnte ich jedoch feststellen, daß in dem so entstehenden Spirem die einzelnen Bänder nur noch durch feinere Anastomosen miteinander in Verbindung standen, daß also nicht von einer Kontinuität gesprochen werden kann. Während des Knäuelstadiums zeigt der Kern nicht mehr die Ausdehnung, die er zum Beginn der Prophase hatte. Diese Raumverkleinerung bedingt natürlich eine dichtere Lagerung der Karyotinelemente. (Tafel II, Figur 2.) Die einzelnen Teile des Spirems, die infolge ihrer anfänglich noch vorhandenen Anastomosen ein nicht ganz glattes Aussehen zeigten,

lassen nach deren Einziehen keine rauhe Oberfläche mehr erkennen. Bei diesem Objekt konnte ich eine Längsspaltung der Spirembänder häufig schon im frühen Knäuelstadium beobachten. Die anfangs stark hervortretende Kernwandung ist auf ein Minimum zusammengeschmolzen und läßt sich bei wohlausgebildetem Spirem nur noch als sehr feine Linie erkennen, die schließlich ganz verschwindet und nun den Spiremschlingen Gelegenheit gibt, als wohlausgebildete Chromosomen ins Cytoplasma zu treten. (Tafel II, Figur 4.)

Etwas anders als eben beschrieben gehen anscheinend die Karyotinumlagerungen während der Prophase bei mit Keiser fixiertem Material vor sich. Bei eingehendem Vergleich lassen sich jedoch bald alle Vorgänge während der Prophase an Material, das einerseits mit Merkel oder Flemming, anderseits mit Keiser fixiert wurde, in völligen Einklang bringen. Im ersten Teil dieser Arbeit erörterte ich bereits, daß bei Material, das mit Keiserscher Flüssigkeit gehärtet wurde, in dem Gerüst des Ruhekerns sich mit Bestimmtheit Karyosomen feststellen ließen. Die bei diesem Objekt zahlreichen und verhältnismäßig kleinen Karyosomen erleichtern den Karyotinmassen während der Prophase jedenfalls die Lokalisation, indem wenigstens einige von ihnen gewisse Zentren für die Karyotinanlagerung darstellen dürften.

Unschwer läßt es sich beobachten, daß in den ersten Prophasestadien besonders an den stärker hervortretenden Karyosomen sich die Karyotinteilchen häufen, während die Stellen des Kerngerüstes, die zwischen den einzelnen Karyosomen liegen, recht karyotinarm sind und fast nur noch von Karyotinfäden durchsetzt werden, die eine Verbindung zwischen den eigentlichen Karyotinzentren herstellen. (Tafel II, Figur 3.) Die allmähliche Größenzunahme der so ausgezeichneten Karyosomen und die langsame Verminderung der sie umgebenden Karyotinmasse und der kleineren Karyosomen lassen darauf schließen, daß ein Verschmelzen dieser Gebilde mit den Karyosomen stattfindet. Bei den kleineren Karyosomen konnte ich im zeitigen Prophasezustand öfter eine seitliche Anlagerung an die Karyotinzentren beobachten. (Tafel II, Figur 5.) Schließlich besteht das Gerüstwerk nur noch aus länglichen, jedoch sich immerhin schon stärker abhebenden kleinen Gebilden, die miteinander anastomosieren. Ihre Zahl entspricht nach peinlichen Feststellungen jetzt ziemlich genau der der Chromosomen. Durch eine weitere Vereinigung mit den noch übrigen Karyotingebilden entstehen längere Fadenstücke, die miteinander immerhin noch durch einzelne Anastomosen in Verbindung stehen und deshalb eine noch nicht ganz glatte Oberfläche aufweisen. Erst im weiteren Verlauf der Prophase verschwinden die Anastomosen und damit auch die rauhe Oberfläche der Fadenstücke, die ihrerseits in harmonischer Weise den Kernraum durchsetzen und

so ein Spirem bilden, das eine gleichförmige Verteilung zeigt. Gleichzeitig hat auch der Kernraum an seiner ursprünglichen Ausdehnung eingebüßt und dadurch ein engeres Durcheinanderliegen der Spiremschlingen und Fäden verursacht. Die Kernwandung ist in diesem Zeitpunkt fast völlig verschwunden, und nur noch ganz schwache Umrisse lassen sie als solche überhaupt erkennen. Eine Längsspaltung der Spiremschlingen läßt sich im frühen Spiremstadium feststellen und ist vielleicht schon aus einer doppelten Anlage von vornherein gegeben. Ich wies bereits darauf hin, daß die einzelnen Karyosomen mitunter nebeneinander liegen und dann verschmelzen. Es scheint mir nicht ausgeschlossen, daß durch diese doppelte Anlage in der Prophase schon frühzeitig die Spaltung der Spiremschlingen hervorgerufen wird. Jedenfalls aber konnte ich nie beobachten, daß bereits die einzelnen Karyosomen eine Längsspaltung aufwiesen, wie es einige Forscher von anderen Objekten beschreiben. Auf diesen Punkt werde ich im allgemeinen Teile nochmals näher zu sprechen kommen.

Den während der Prophase im Kern vor sich gehenden Umlagerungen sind solche im Cytoplasma koordiniert, auf die ich jedoch an dieser Stelle nicht einzugehen brauche.

Dagegen muß ich hier das Verhalten des Nucleolus im Prophasestadium berücksichtigen.

Der Ruhekern weist im allgemeinen 1—2 rundliche, häufig vacuolisierte, von einem kleinen Hof umgebene Nucleolen auf. Während der frühen Prophase lassen sich am Nucleolus kaum irgendwelche Veränderungen wahrnehmen. Erst bei der allmählichen Ausbildung des Spirems verliert der Nucleolus an Masse und ändert mitunter sein Aussehen. Selten, immerhin hier und da, konnte ich einen Zerfall des Kernkörperchens in einzelne Teile beobachten, was ich auch bei diesem Objekt, wie bereits bei einigen vorher beschrieben, auf ein Zersprengen durch Vergrößern der eingeschlossenen Vacuole zurückführen möchte. Bei der weiteren Ausbildung des Spirems verschwindet der Nucleolus, der häufig von den Spiremfadenstücken eng umschlossen erscheint, mehr und mehr, so daß beim Auflösen der Kernwand von ihm nichts mehr zu beobachten war. Infolgedessen konnte ich auch bei diesem Objekt keine extranucleären Kernkörperchen feststellen. Jedenfalls bleibt der Nucleolus während der Prophase bei Ranunculus ziemlich lange als solcher erhalten. Obwohl es nicht Aufgabe dieser Arbeit ist, näher darauf einzugehen, ob und wieweit sich der Nucleolus am Aufbau der Chromosomen beteiligt, möchte ich jedoch das Ergebnis meiner Beobachtungen darin zusammenfassen, daß ich mich wenigstens für eine teilweise Verwendung der Nucleolarsubstanz in dieser Richtung aussprechen zu können glaube. Die Gründe für meine Annahme beruhen auf Verhältnissen, auf die ich bei der Beschreibung

der Tochterkernbildung zurückkommen werde, wenn nicht wenigstens zum Teil schon die Begründung in der Massenzunahme der Spiremfäden beim Verschwinden des Nucleolus und in den Färbungsverhältnissen zu finden ist.

Da die verschiedenen Fixierungen und Färbungsmethoden bei diesem Objekt in derselben Weise auf die Elemente des Kerns während der Prophase einwirken, wie bei den bisher bearbeiteten Objekten, brauche ich wohl nur auf meine oben gemachten Ausführungen hinzuweisen.

Nymphaea alba.

Das meist ziemlich dichte Gerüstwerk des Ruhekernes von Nymphaea alba läßt bald bei beginnender Prophase eine Vergröberung seiner Karyotinelemente erkennen und bewirkt dadurch ein noch schärferes Hervortreten der auch schon im Ruhezustand sich deutlich von den übrigen Gerüstteilen abhebenden Karyosomen. (Tafel II, Figur 7.) Bald zeigt das Kerngerüst das Aussehen eines Balkenwerkes, zwischen dem die Karyosomen liegen, die wohl ihrerseits als zur Lokalisation des Karyotins bevorzugte „Zentren“ aufzufassen sein dürften. Zu Beginn der Prophase läßt sich die Zahl dieser Gebilde nicht genau feststellen, da zu große Verschiedenheiten in den Größenverhältnissen zu beobachten sind. Häufig schien es mir, daß die kleinsten Karyosomen mit größeren sich vereinigten. Die Karyotinelemente sammeln sich allmählich auch mehr und mehr um die einzelnen Karyotinzentren und bewirken durch ein fortgesetztes Verschmelzen mit diesen eine langsame Massenzunahme der Karyosomen, die auf diese Weise eine mehr längliche Form annehmen. Durch peinliche und genaue Beobachtungen gelang es mir, einige Male während dieses Stadiums Kerne zu finden, in denen die Zahl der Karyosomen wenigstens ungefähr der der Chromosomen gleich kam. Näher werde ich auf diese Verhältnisse, die sich mit den Beobachtungen einiger Forscher decken, in einem späteren Teile eingehen.

Durch das Ansammeln des Karyotins um die einzelnen Karyosomen werden die zwischen diesen Gebilden liegenden Teile des Kerngerüstes karyotinarm und erscheinen nur noch von wenigen dünnen Fäden durchsetzt, die eine Verbindung der einzelnen Karyosomen miteinander aufrecht erhalten. Durch Verschmelzen der noch übrig gebliebenen Karyotinelemente mit den Karyosomen erlangen diese allmählich ihre endgültige Gestalt, und zwar erscheinen sie als kurze, dicke, wenig gebogene, kommaförmige Fadenstücke. Der Kerninhalt scheint bei fortgeschrittener Prophase im Spiremzustand nur noch aus dicken, ziemlich kurzen Fadenstücken zu bestehen, die jedoch noch verbunden sind und aus diesem Grunde noch keine glatte Ober-

fläche erkennen lassen. Durch eine Raumverkleinerung, die sich meistens während dieses Teilungszustandes bei den Kernen beobachten läßt, kommen die Fadenstücke näher aneinander und durcheinander zu liegen. Trotzdem läßt es sich bei diesem Objekt unschwer feststellen, daß kein kontinuierliches Spirem vorliegt, und daß die einzelnen Stücke nur durch dünne Anastomosen miteinander in Verbindung stehen. (Tafel IV, Photog. 8 u. 9.) Sehr schwierig ist es, hier mit Sicherheit die wohl früh eintretende Längsspaltung zu erkennen, und nur in seltenen Fällen gelang es, eine solche an den verhältnismäßig sehr kurzen Fadenstücken zu beobachten. Den Zeitpunkt, an dem die Spaltung eintrat, konnte ich leider nicht feststellen. Erst während des voll ausgebildeten Spiremstadiums war ich imstande sie mit Bestimmtheit zu erkennen. Eine Spaltung der an diesem Objekt besonders schön ausgebildeten Karyosomen habe ich nie beobachten können.

In diesem Stadium ist die Kernmembran fast gänzlich verschwunden und läßt sich nur noch als ganz feiner Umriß um den Kerninhalt erkennen; die letzten Anastomosen sind eingezogen, und die Spiremteile zeigen nun eine glatte Oberfläche und stellen fertig ausgebildete Chromosomen vor, die als kurze, dicke, wenig gebogene, in der Mitte gespaltene Gebilde im Kernraum in harmonischer Weise verteilt liegen. (Tafel II, Figur 8.)

Auf die koordinierten Vorgänge im Cytoplasma brauche ich aus den bereits mehrfach angegebenen Gründen an dieser Stelle nicht einzugehen.

Dagegen erscheint es als unbedingt notwendig, das Verhalten des Nucleolus während der Prophase zu beschreiben. Bei diesem Objekt macht die Nucleolarsubstanz einen recht bedeutenden Teil des Kerninhaltes aus. Das Kernkörperchen selbst zeigt während der Prophasevorgänge hinsichtlich seiner Gestalt kaum eine Veränderung; eine allmähliche Verkleinerung läßt sich jedoch unschwer feststellen. Bei Nymphaea konnte ich nur in seltenen Fällen, und zwar im Spiremstadium, beobachten, daß der schon verkleinerte Nucleolus in einzelne Teile zerfiel; im allgemeinen deutete lediglich ein Verkleinern seiner kugligen bis ellipsoidischen Gestalt auf eine Verminderung der Nucleolarsubstanz hin. Bei völlig ausgebildetem Spirem ist häufig auch von den Kernkörperchen nichts mehr zu sehen; doch recht oft ließen sich Ausnahmen feststellen. Nicht selten war beim Lösen der Kernwandung noch ein kleiner Teil oder kleinere Teilchen des Nucleolus vorhanden. Wie die Chromosomen gelangten auch diese Teile ins Cytoplasma und wanderten in vielen Fällen nach den Spindelpolen oder ließen sich sonst an irgend einer Stelle zwischen den Spindelfäden als extranucleäre Nucleolen beobachten. Bei der

Beschreibung der Tochterkernbildung komme ich auf diese Verhältnisse noch zurück.

Die besten Präparate für das Studium der Prophasestadien erzielte ich bei Nymphaea durch Härtung mit Merkel und Färben mit Heidenhain und Bordeaux-Rot. Die Struktur des Kernes scheint, nach Vergleichen mit lebendem Material zu beurteilen, so am besten und naturgetreusten erhalten zu sein. Da auch die Karyosomen wohlausgebildet und relativ groß sind, ist es nicht nötig, sie durch die feinere Teile zerstörende Wirkung von Keiserscher Flüssigkeit noch deutlicher hervortreten zu lassen. Durch den dichteren Bau und ihre dunkelrote bis braunschwarze Färbung treten die Karyosomen aus dem hellrot gefärbten Kerngerüst klar hervor. Flemmingsche Flüssigkeit ist fast ebensogut wie Merkel, scheint jedoch das Farbaufnahmevermögen der Karyosomen etwas ungünstig zu beeinflussen. Handelt es sich nur um die Beobachtung der gröberen Vorgänge, so ist auch Keisersche Fixage nicht zu verwerfen, besonders, wenn als Differenzfärbung Fuchsin-Jodgrün verwendet wird. Das Kerngerüst erscheint dabei blau, der Nucleolus rot und die Spiremfadenstücke (d. h. die späteren Chromosomen) meist violett gefärbt.

Nuphar luteum.

Bei der Bearbeitung des Ruhestadiums von Nuphar luteum wies ich bereits darauf hin, daß eine ziemlich genaue Übereinstimmung im Aufbau des Kerngerüstes zwischen Nuphar luteum und Nymphaea herrscht. Dasselbe läßt sich bei diesen beiden Objekten auch von den Strukturveränderungen im Prophasestadium sagen. Aus diesem Grunde brauche ich wohl nur kurz auf die Prophasevorgänge hinzudeuten. Der Beginn der Prophase macht sich auch bei Nuphar durch eine Vergröberung der Karyotinelemente kenntlich, gleichzeitig wird dadurch ein scharfes Hervortreten der schon im ruhenden Kern deutlich zu erkennenden Karyosomen bewirkt. Ein allmähliches Verschmelzen der Karyotinelemente mit den Karyosomen, das sich durch eine langsame Massenzunahme der letzteren feststellen läßt, führt schließlich in derselben Weise wie bei Nymphaea zur Bildung eines discontinuierlichen Spirems, das von kurzen, dicken, in der Länge gespaltenen Fädenstücken, die nur durch wenige anastomosierende Fäden miteinander in Verbindung stehen, gebildet wird. Nach Einziehen der letzten Anastomosen zeigen die einzelnen, wenig gekrümmten Spiremstücke eine glatte Oberfläche und sind in diesem Stadium, auf das sofort ein völliges Lösen der Kernwandung erfolgt, bereits als Chromosomen anzusprechen.

Auf die cytoplasmatischen Vorgänge gehe ich aus dem bereits öfter angegebenen Grunde auch hier nicht näher ein.

Der Nucleolus zeigt ebenfalls in seinem Verhalten ziemliche Übereinstimmung mit dem in den Kernen von Nymphaea, so daß ich auch bei ihm auf das vorher Gesagte verweisen kann. Bemerken möchte ich jedoch, daß ich des öfteren Stadien beobachten konnte, bei denen der oder die extranucleären Nucleolen während der Metaphase zwischen den Chromosomen lagen oder später an den Polen oder zwischen den einzelnen Fäden der Kernspindel sich feststellen ließen. Auch hinsichtlich der Fixierung und Färbung zeigten Nuphar und Nymphaea die gleichen Eigenschaften, so daß ich auch in diesem Punkte mich auf das Vorhergesagte berufen kann.

Allgemeiner Teil.

Nach den im vorangehenden Teil gemachten Beobachtungen über die prophasische Strukturveränderung bei den bearbeiteten Objekten muß man annehmen, daß sich der Beginn der Prophase durch Vergröberung der feinen Karyotinelemente des Ruhekerns kenntlich macht. Durch ein allmähliches Verschmelzen der untereinander anastomosierenden Tröpfchen, Fäden und sonstigen Gebilde tritt eine Vergröberung und gleichzeitig eine gewisse Lokalisation des Karyotins ein. In der Art und Weise, in der diese Erscheinungen bei verschiedenen Objekten vonstatten gehen, konnten natürlich einzelne, mitunter immerhin ansehnliche spezifische Unterschiede festgestellt werden. Jedenfalls aber muß man als allgemeines morphologisches Merkmal der beginnenden Prophase lediglich eine Vergröberung und gleichzeitige Lokalisation der feineren Karyotinteile gelten lassen, die, von verhältnismäßig geringen Unterschieden abgesehen, im wesentlichen immer in derselben Weise zur Bildung des Spirems und somit der Chromosomen führen.

Nicht ganz leicht ist es, die ersten Anfänge des Prophasestadiums im einzelnen zu verfolgen, da es, wie bereits mehrfach hervorgehoben wurde, am lebenden Material nicht möglich ist, die feinsten Umlagerungen, die den Beginn der Prophase einleiten, zu beobachten, und die Arbeit mit gehärtetem Material doch schließlich immer etwas Unvollkommenes und Lückenhaftes bleibt.

Wie ich bereits ausführte, kommt die Vergröberung des Karyotingerüstes bei beginnender Prophase durch das Verschmelzen von Tröpfchen, Fäden und sonstigen Karyotingebilden zustande. Die Lokalisation des Karyotins machte sich dadurch bemerkbar, daß sich die Karyotinelemente um gewisse anscheinend bevorzugte Stellen im Kernraum sammelten und die zwischen diesen, als „Karyotinzentren“ anzusprechenden Teilen liegenden Räume allmählich fast karyotinlos wurden und nur noch von feinen Anastomosen durchsetzt erschienen. Diese „Karyotinzentren“, die in meist gewundenen Linien

— Lundegårdh[1]) gebraucht hierfür den sicherlich guten Ausdruck „Züge“ — den Kernraum durchsetzen, bilden schließlich das Spirem und somit später die Chromosomen.

Bei einem Vergleich meiner an den einzelnen Objekten gemachten Beobachtungen ist leicht festzustellen, daß die Chromosomenbildung nicht ganz gleich bei allen verläuft, daß sich vielmehr spezifische Unterschiede feststellen lassen, die auf verschiedene Gründe zurückzuführen sein dürften. Erwähnen möchte ich hierbei den verschiedenartigen Aufbau des Kerngerüstes während der Ruhe und Interphase, die mitunter erheblich karyotinreicheren, mitunter auch karyotinärmeren Kerne, die verschiedene Zahl und Gestalt der Chromosomen und anderes mehr. Im allgemeinen jedoch glaube ich festgestellt zu haben, daß bei sehr nahe verwandten Objekten, z. B. Nymphaea und Nuphar, sich in der Chromosomenbildung kaum irgend welche Unterschiede finden lassen, während bei nicht ganz so nahestehenden, wie z. B. Alisma und Nymphaea, doch kleinere Unterschiede zu beobachten sind. Diese immerhin recht geringen spezifischen Verschiedenheiten bei der Bildung der Chromosomen dürften jedoch kaum als für die Allgemeinheit beachtenswert angesprochen werden können, vielmehr glaube ich mit gutem Recht sagen zu können, daß im allgemeinen die Bildung der Chromosomen bei den verschiedenen Objekten in gleicher Weise stattfindet.

Trotz zahlreicher Untersuchungen auf diesem Gebiete sind die prophasischen Vorgänge im Kern häufig sogar bei Bearbeitung gleicher Objekte von verschiedenen Forschern verschieden beobachtet und gedeutet worden. Jedenfalls dürfte ein großer Teil dieser Unterschiede auf fehlerhafte Methodik und häufig auch auf nicht ganz zuverlässige Beobachtungen zurückzuführen sein.

Bereits im ersten Teil dieser Arbeit teilte ich meine genauen Beobachtungen und Untersuchungen an lebendem und gehärtetem Material mit, die mich dazu zwangen, das Kerngerüst als aus optisch einheitlichem Karyotin bestehend anzunehmen. Nicht konnte ich mich dazu entschließen an der älteren Auffassung, nach der ein Gerüst aus „Linin“, dem Chromatinkörner eingelagert sind, den Ruhekern aufbaut, festzuhalten.

Bereits van Wisselingh[2]) sprach sich gegen die alte von Strasburger verfochtene Auffassung aus; ihm schienen die das Kerngerüst aufbauenden Gebilde gleicher Natur zu sein. In derselben

---

[1]) Lundegårdh, Das Karyotin im Ruhekern und sein Verhalten ... Arch. f. Zellforschung, Bd. 9, Heft II, S. 286.

[2]) C. v. Wisselingh, Über das Kerngerüst. Bot. Ztg. 1899.

Weise äußerten sich bald darauf Grégoire und Wygaerts[1]), nach denen das Gerüst nur aus Chromatin besteht. In neuester Zeit sind in dieser Richtung besonders die Untersuchungen Lundegårdhs[2]) an lebendem und gefärbtem Material hervorzuheben. Mit Bestimmtheit glaubt Lundegårdh die vorher erwähnten Angaben Wisselinghs, Grégoires und Wygaerts bestätigen zu können. Aus verschiedenen Gründen jedoch schlägt er den Namen Karyotin für die Substanz des Zellkernes vor, die sich in der Prophase zu den Chromosomen entwickelt. Dagegen glaubten Strasburger[3]) und seine Schüler Overton und Miyake nach neueren Untersuchungen an der alten Auffassung festhalten und die Ansicht Grégoires verwerfen zu müssen.

Die von vielen Forschern gemachten Angaben über die Bildung der Chromosomen aus Chromatinkörnern, die durch „Lininbrücken" miteinander verbunden sind oder sich in „Lininschläuchen" oder an „Lininfäden" lagern, erscheinen mir aus den oben besprochenen Gründen auch nicht ganz einwandfrei. Nach meinen Untersuchungen scheinen die Chromosomen nur aus einem Stoff, dem optisch einheitlichen Karyotin, aufgebaut zu sein, und damit würde ich die von Grégoire nur an fixiertem und die von Lundegårdh an fixiertem und lebendem Material gemachten Beobachtungen bestätigen können.

Sieht man von Auffassungen ab, die entweder durch fehlerhafte Methodik oder nicht ganz einwandfreie theoretische Anschauungen oder durch Beobachtungen entstanden sind, die an Material gemacht wurden, das immer nur in einer bestimmten Weise behandelt wurde, so muß man zugeben, daß sich im allgemeinen die Art und Weise, wie viele der Forscher die Bildung der Chromosomen beschreiben, mit der neueren Ansicht deckt.

Besonders gaben die älteren Forscher, die sich nicht so sehr in Einzelheiten verloren, eine ziemlich genaue Beschreibung der prophasischen Strukturveränderungen.

Strasburger[4]) beschreibt die prophasischen Vorgänge in folgender Weise: „Im allgemeinen wird der Kerninhalt grobkörnig. Hierauf verschmelzen die Körner miteinander zu kürzeren oder längeren hin und her gekrümmten Fäden. Die Kernfäden sind namentlich in runden Zellkernen annähernd gleichmäßig durch den ganzen Kernraum ver-

---

[1]) Grégoire u. Wygaerts, La reconstitution du noyeau et la formation des chromosomes. La Cellule, 1903, Bd. XXI, I. fasc.

[2]) H. Lundegårdh, Fixierung, Färbung u. Nomenklatur der Kernstrukturen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 80, 1912.

[3]) E. Strasburger, Typische und allotypische Kernteilung. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 42, 1906, S. 4/5.

[4]) Strasburger, Zellbildung und Zellteilung, 1880, S. 223.

teilt.“ Fast ebenso spricht sich Flemming[1]) über die Bildung der Kernfäden aus; da er jedoch seine Untersuchungen zumeist an tierischen Objekten machte, will ich hier nicht näher auf seine Äußerungen eingehen.

Nach Heuser[2]) bestehen die ersten, auf die Vorbereitung zur Teilung deutenden Veränderungen im Kerne in einer Dickenzunahme der Nucleo-Hyaloplasma-Stränge und der Ausgleichung in die Lagerung ihrer körnigen Einschlüsse, wodurch die Stränge allmählich ein gleichmäßigeres und schließlich ein fadenförmiges Aussehen annehmen.

Rosen[3]) äußerte sich in folgender Weise: „Wenn der meristematische Kern zur Teilung schreitet, so vergrößern sich die blaufärbbaren Körnchen, welche das Maschenwerk durchsetzen, wobei ihre Zahl sich verringert, so daß man wohl nicht irrt, wenn man eine successive Fusion der Nucleinkörnchen annimmt. Das successive Verschmelzen führt endlich zur Bildung von ziemlich stattlichen Körperchen.“ Nach Mottier[4]) rücken bei beginnender Prophase kleinere Chromatinkörner zu größeren zusammen, wobei sich die Lininfäden kontrahieren. Chromatin- und Lininscheiben folgen jedoch nicht aufeinander, sondern der Kernfaden besteht aus einem ununterbrochenen Lininfaden, in dem Chromatinscheiben oder Körner in bestimmten Abständen eingelagert sind. Für Mottiers Ansicht tritt auch Hof[5]) ein. Als erster beschreibt wohl v. Wisselingh[6]) die prophasischen Vorgänge bei der pflanzlichen Kernteilung in einer Weise, die sich ziemlich genau mit meinen Befunden deckt: Er unterscheidet im Gerüst des ruhenden Kernes kein „Linin“ und „Chromatin“. Nach ihm entstehen die Kernfäden auf folgende Weise aus dem Kerngerüst: „Ein Teil der feinen Fädchen, welche die Klümpchen und Körner miteinander verbinden, zieht sich zusammen. Demzufolge nähern sich die Klümpchen und Körner einander und schließlich sind sie nicht mehr zu unterscheiden. So entstehen die Kernfäden.“

Eine Bestätigung fand die Auffassung Wisselinghs durch die Beobachtungen Grégoires und Wygaerts[7]) (sowie ihrer Schüler

---

[1]) Flemming, Zellsubstanz, Kern und Zellteilung, 1882, S. 201.

[2]) Heuser, Beobachtungen über Zellkernteilung. Bot. Zentralblatt Bd. 17, 1884, S. 57.

[3]) Rosen, Beitr. zur Kenntnis der Pflanzenzelle. III. Beitr. z. Biologie d. Pflanzen, Bd. 7, S. 253, 1896.

[4]) D. M. Mottier, Beitr. 2. Kenntnis der Kernteilung . . . Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 30, 1897, S. 171.

[5]) Hof, Histologische Studien an Vegetationspunkten . . . Bot. Zentralblatt Bd. 76, S. 168.

[6]) C. v. Wisselingh, Über das Kerngerüst. Bot. Ztg. 1899, S. 163.

[7]) Grégoire und Wygaerts, La reconstitution du noyeau et la . . . La Cellule 1903, Bd. XXI, I. fasc. S. 10 u. folg.

M. Mano und Kowalski 1914): Nach eingehenden Untersuchungen fand Grégoire, daß das Kerngerüst nur aus „Chromatin" aufgebaut ist. Er stellt einen Bau aus „Linin" und „Chromatin" entschieden in Abrede. Hellere Partien innerhalb der Chromosomen erscheinen ihm als Alveolen in der nur aus Chromatin bestehenden Masse der Chromosomen, die ihrerseits ursprünglich durch lokale Konzentration der Gerüstsubstanz entstehen.

In neuester Zeit ist es besonders Lundegårdh[1]), der die von Strasburger bestrittene Ansicht Grégoires unbedingt als die richtige anerkennt.

Eingehende Untersuchungen brachten ihn dazu, den Aufbau des Kernes aus „Linin" und „Chromatin" zu verwerfen. Durch Beobachtungen an lebendem und fixiertem Material konnte er feststellen, daß das Kerngerüst aus einem physikalisch einheitlichen Stoffe, den er Karyotin nannte, aufgebaut ist. Eine Untersuchung lebender Objekte und vergleichende Untersuchungen fixierten Materials hat uns zu der Auffassung geführt, daß das allgemeine Merkmal der morphologischen Strukturwandlungen in der Prophase eine Vergröberung der Karyotinelemente und eine gleichzeitige Lokalisation des Karyotins ist. Die Vergröberung der Struktur kommt durch Verschmelzen der in dem Ruhezustand oder in der Interphase vorhandenen, das Gerüst aufbauenden kleinen Tröpfchen oder andersartig geformten Karyotinelemente zustande.

Wie bereits oben gesagt, muß ich mich, nach den von mir gemachten Beobachtungen, der Ansicht Wisselinghs, Grégoires und Lundegårdhs anschließen. An lebendem Material konnte ich jedenfalls nicht bestimmt beobachten, daß das Kerngerüst nicht aus einer einheitlichen Masse besteht. Auch bei Untersuchungen an fixiertem und gefärbtem Material konnte kaum ein Zweifel darüber entstehen, obwohl man hin und wieder Schnitte beobachten kann, bei denen in dem schwachgefärbten Gerüstwerk stärker gefärbte Körnchen eingelagert erscheinen. Nach den vergleichenden Untersuchungen an verschiedenartig fixiertem und gefärbtem Material schienen mir solche Bilder jedoch höchst unzuverlässig und wohl am ehesten als Kunstprodukte anzusprechen zu sein.

Der Beginn der Prophase machte sich allgemein durch eine Vergröberung der feinen Karyotinelemente des Kerngerüstes bemerkbar. Durch ein Verschmelzen der einzelnen Karyotinteilchen entstehen größere Gebilde, die dem Kerninhalt ein vergröbertes Aussehen geben. Durch ein an einzelnen Stellen im Kernraum erfolgendes Verschmelzen

---

[1]) Lundegårdh, Das Karyotin im Ruhekern und sein Verhalten ... Arch. f. Zellforschung, Bd. 9, H. 2, S. 288.

des Karyotins ist gleichzeitig eine gewisse Lokalisation zu beobachten. Durch ein weiteres lokalisiertes Vereinigen von Karyotinelementen entstehen allmählich die Spiremschlingen. An dieser Stelle möchte ich darauf hinweisen, daß es mir leider nicht gelang, an lebendem Material die feineren prophasischen Vorgänge zu verfolgen. Bereits Tellyesniczky[1]) kam zu der Erkenntnis, daß „von den im Inneren des Kernes sich vollziehenden Vorgängen, als deren Resultat der Kernfaden erscheint, an lebendem Material bisher noch niemand etwas gesehen hat. Man muß auch sogar die Möglichkeit einer unmittelbaren Beobachtung dieser Vorstadien der Mitose im Leben für ausgeschlossen halten.“ In den einleitenden Bemerkungen zu dieser Arbeit wies ich bereits auf die Schwierigkeiten bei den Untersuchungen an lebendem Material hin. Lundegårdh[2]) glaubt durch seine Beobachtungen der Prophase im Leben die Ansicht Tellyesniczkys widerlegt zu haben. So scharf wie Tellyesniczky möchte ich mich gegen die Beobachtung der Prophase im Leben nicht aussprechen. Sicherlich lassen sich einzelne Stadien beobachten, doch leider in so geringem Maße, daß man sich keine genaue Vorstellung von dem direkten Verlauf der Karyotinumlagerungen machen kann.

In mancher Hinsicht dürften jedenfalls die Beobachtungen Lundegårdhs an lebendem Material mit einer gewissen Vorsicht aufzunehmen sein.

Eine weitere Frage, auf die ich jetzt zurückkommen muß, ist die, ob sich während der Prophase ein continuierliches oder discontinuierliches Spirem bildet. Vorweg möchte ich sagen, daß ich mich für eine Discontinuität entscheiden möchte, und die ursprüngliche Auffassung, nach der in der Prophase ein continuierlicher Kernfaden gebildet wird, der in eine gewisse Zahl von Segmenten zerlegt wird, wenigstens nicht mehr als allgemein gültig anerkennen kann.

Bei den von mir untersuchten Objekten bereitete es mir nur bei Alisma und Sagittaria Schwierigkeiten, die Discontinuität des Spirems festzustellen. Die eng durcheinander geschlungenen und umeinander gewundenen Fadenschlingen lassen eine einwandfreie Beurteilung dieser Frage jedenfalls nicht zu. Dagegen gelang es mir bei den übrigen Objekten, die sich durch kürzere und weniger gewundene Spiremschlingen auszeichneten, niemals, obwohl ich die verschiedensten Stadien des Spirems beobachten konnte, ein Stadium zu finden, das hinsichtlich der Discontinuität des Kernfadens hätte einen Zweifel aufkommen lassen können.

---

[1]) Tellyesniczky, Ruhekern und Mitose, 1905. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 62, S. 381.

[2]) Lundegårdh, Die Kernteilung bei höheren Organismen nach Untersuchungen an lebendem Material. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 51, S. 270, 1912.

Im Beginn der cytologischen Forschung ließ man nur die Anschauung gelten, daß während der Prophase sich ein continuierlicher Kernfaden bildet, der später in einzelne Segmente zerfallen sollte.

Strasburger[1][2], der bahnbrechend auf diesem Gebiete arbeitete, trat anfangs für einen continuierlichen Kernfaden ein. Seine Annahme fand er nach seinen Angaben durch die Arbeit Guignards gestützt. Flemming[3] beschreibt ebenfalls einen continuierlichen Kernfaden. Da er seine Untersuchungen jedoch in erster Linie an tierischen Objekten machte, will ich seine Befunde hier unberücksichtigt lassen.

Nach Heuser[4] nehmen die Nucleo-Hyaloplasma-Stränge während der Prophase allmählich ein gleichmäßigeres und schließlich fadenförmiges Aussehen an. Sie haben während dieser Veränderung ihre gegenseitigen Berührungspunkte aufgegeben und sich so in einen einzigen windungsreichen Faden umgewandelt, der in seinem Gesamtverlauf den Eindruck eines Knäuels macht.

Mottier[5] ist der Ansicht, daß der Knäuel nicht aus aufeinander folgenden Chromatin- und Lininscheiben besteht, sondern einen ununterbrochenen Lininfaden darstellt.

Hof[6] beschreibt die Spirembildung folgendermaßen: „Mit Beginn der Prophase differenziert sich aus dem netzartigen Gerüstwerk der knäuelartig aufgewundene Faden. Es ist deutlich zu erkennen, daß der Kernfaden, den Angaben Mottiers (Cytol. Studien) entsprechend, aus einem ununterbrochenen Lininfaden besteht.“

Nach Zimmermann[7] bildet sich aus dem Kerngerüst des ruhenden Kernes der knäuelartig im Kernraum hin- und hergewundene Kernfaden, der sich allmählich unter gleichzeitiger Dickenzunahme immer mehr verkürzt und schließlich einen völlig glatten Umriß und gleichmäßige Dicke besitzt.

Nemeč[8] „hatte oft Gelegenheit, den Chromatinfaden in seinem ganzen ununterbrochenen Lauf zu verfolgen; manchmal schienen jedoch zwei bis drei Chromatinfäden vorhanden zu sein. Dennoch ist es wahrscheinlich, daß der Chromatinfaden in vegetativen Zellen nicht

---

[1] E. Strasburger, Zellbildung und Zellteilung, 1880, S. 223.

[2] Derselbe, Über Kern- und Zellteilung, 1888, S. 35.

[3] Flemming, Zellsubstanz, Kern- und Zellteilung, 1882.

[4] Heuser, Beobachtungen über Zellkernteilung. Bot. Zentralblatt, 1884, Bd. 17, S. 57/58.

[5] Mottier, Beitr. z. Kenntnis der Kernteilung. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 30, 1897, S. 172.

[6] Hof, Histologische Studien an Vegetationspunkten.... Bot. Zentralblatt Bd. 76, 1898, S. 168.

[7] Zimmermann, Morphologie u. Physiol. d. pflanzl. Zellkerns, 1896, S. 50.

[8] Nemeč, Über die karyokinet. Kernteilung.... Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 33, 1899, S. 318.

immer ununterbrochen verläuft, wenigstens konnte ich in ganzen, unversehrten Kernen mehr als zwei freie Endigungen des Kernfadens auffinden." — Mit den letzten Befunden Nemečs ist aber die Continuität des Spirems schon angezweifelt.

Die allgemeine Gültigkeit der Ansicht, daß bei allen Pflanzen sich während der Prophase im Zellkern ein continuierliches Spirem ausbilde, konnte bereits Strasburger[1]) in späteren Befunden nicht mehr anerkennen. Auch Rosen[2]), der in seinen Arbeiten fast immer von einem continuierlichen Kernfaden spricht, scheint sich dessen bewußt gewesen zu sein, daß diese Auffassung nicht als eine ausnahmslose gelten darf, denn bei seiner Besprechung über das Verhalten der Pseudonucleolen bei der Karyokinese findet er, „daß diese sich an der Bildung des oder der Kernfäden beteiligen, ja daß ihre Substanz die Hauptmasse der Kernfäden ausmache."

Jedoch erst von van Wisselingh[3]) und später von Grégoire und Wygaerts wurde die allgemein angenommene Entstehungsweise der Chromosomen durch Segmentierung eines zusammenhängenden Kernfadens, der sich aus dem Kerngerüst heraussondert, stark in Frage gestellt. Die genannten Forscher nehmen, wie schon erwähnt, beim Kerngerüst keine fädige Struktur an und unterscheiden nicht Chromatin und Linin, sondern bezeichnen die Substanz, die das Gerüstwerk des Kernes aufbaut, nur als „Chromatin".

Nach v. Wisselingh[3]) entstehen die Kernfäden auf folgende Weise aus dem Kerngerüst: „Ein Teil der feinen Fäden, welche Klümpchen und Körner miteinander verbinden, zieht sich zusammen. Demzufolge nähern sich die Klümpchen und Körner einander und schließlich sind sie nicht mehr zu unterscheiden. So entstehen die Kernfäden. Anfangs sind sie dünn und lang; zuletzt haben sie eine bedeutende Dicke erhalten, während ihre Länge abgenommen hat. Während ein Teil der feinen Verbindung sich zusammenzieht, wird an anderen Stellen der Verband zerbrochen, aber nie werden alle Verbindungen zwischen den Kernfäden aufgehoben." Eine ähnliche Anschauung vertritt Andrews[4]). Nach diesem Forscher sollten die Chromosomen als unregelmäßige klumpige Massen, ohne vorherige Bildung eines Kernfadens im Kern hervortreten. In folgender Weise

---

[1]) Strasburger, Über Kern- und Zellteilung im Pflanzenreich, 1888, S. 35 u. folg.

[2]) Rosen, Beitr. z. Kenntnis d. Pflanzenzellen. I. Beitr. z. Biologie der Pflanzen, Bd. 5, 1892, S. 449.

[3]) C. v. Wisselingh, Über das Kerngerüst. Bot. Ztg. 1899, I, S. 163.

[4]) Andrews, Karyokinesis in Magnolia and Liriodendron with spec. ... Beihefte z. Bot. Zentralblatt Bd. XI, 1902, S. 136.

bilden sich nach den Beobachtungen von Grégoire und Wygaerts[1]) die Chromosomen: „Das Kerngerüst an sich besteht aus alveolisierten Chromosomen. Während der Prophase werden die Verbindungen der alveolisierten Chromosomen eingezogen. Die Chromosomen selbst kontrahieren sich, wobei die Alveolen verloren gehen, so daß sie schließlich als homogene Bänder im Kernraum liegen.“ In der neuesten Zeit hat sich mit der Frage, ob bei der Karyokinese ein continuierliches Spirem gebildet wird oder nicht, besonders eingehend Lundegårdh[2]) beschäftigt, der sich folgendermaßen über diesen Punkt äußert: „Es ist sehr schwierig, sicher zu entscheiden, ob die Chromosomen schon von Anfang an getrennt angelegt worden sind; denn die zahlreichen Anastomosen machen es in früheren Prophasestadien nicht möglich, das Vorhandensein freier Enden zu behaupten, während doch immer ein beträchtlicher Gegensatz zwischen getrennter Ausdifferenzierung und der Ausdifferenzierung eines zusammenhängenden Fadens besteht. Nach verschiedenem zu urteilen, scheint die Vorstellung von einer getrennten Ausdifferenzierung der Chromosomen aus dem Gerüstwerk am wahrscheinlichsten zu sein. Sowohl die Lage der Chromosomen, wie die Art der Verbindungen zwischen ihnen, geben den Eindruck, daß es sich um eine primäre Lokalisation des Karyotins an einer Anzahl Stellen handelt. In speziellen Fällen, wo Karyosomen regelmäßig in der Interphase vorkommen, bleibt kein Zweifel über die Art des Vorganges übrig. Wo Karyosomen fehlen, wird das Urteil zwar schwieriger; Grégoires und meine Untersuchungen deuten aber auch hier auf eine getrennte Aussonderung der Chromosomen hin.“

Meine Beobachtungen an den mir vorliegenden Objekten bestätigen die Ausführung Lundegårdhs in jeder Beziehung. Ich wies bereits darauf hin, daß es nicht ganz leicht ist, bei Kernen, in denen sich keine wohlausgebildeten Karyosomen feststellen lassen (z. B. Alisma und Sagittaria), sich für oder gegen eine Continuität des Spirems zu entscheiden, daß ich jedoch nie ein Stadium beobachten konnte, das mir einwandfrei die Bildung nur eines Kernfadens vor Augen führte. Nach der Art und Weise der Karyotinlokalisation während der Prophase, wie ich sie ja bereits näher beschrieben habe, möchte ich mich aber auch in diesen Fällen für ein discontinuierliches Spirem entscheiden. Hingegen dürften wohl kaum bei Kernen, in denen sich Karyosomen mit Bestimmtheit feststellen ließen, wie es z. B. bei Ranunculus, Nymphaea und Nuphar der Fall ist, irgend welche Zweifel

---

[1]) Grégoire u. Wygaerts, La reconstitution du noyeau et la formation . . . La Cellule 1903, T. 21, I. fasc., S. 35 u. folg.

[2]) Lundegårdh, Das Karyotin im Ruhekern und sein Verhalten. Arch. f. Zellforschung, Bd. 9, Heft 2, S. 289/90.

über die Bildung eines discontinuierlichen Spirems bestehen. Alle möglichen Spiremstadien konnte ich beobachten, doch nie kam mir eines zu Gesicht, das auch nur im geringsten zur Annahme eines continuierlichen Kernfadens hätte Veranlassung geben können. Jedenfalls dürfte wohl — mindestens aber bei den von mir untersuchten Objekten — die Annahme eines discontinuierlichen Spirems bei solchen Kernen Berechtigung haben, in deren Kerngerüst sich wohlausgebildete Karyosomen beobachten lassen. Durch meine Befunde werden aber in dieser Hinsicht auch die Feststellungen der vorher genannten Forscher an anderen Objekten bestätigt, und es wird für die Verallgemeinerung ihrer Annahme betreffend die Discontinuität des Spirems ein weiterer Schritt vorwärts getan.

Recht schwankend sind die Angaben, die wir in der Literatur hinsichtlich des zeitlichen Auftretens der prophasischen Längsspaltung vorfinden. Zum Teil dürften sich die verschiedenen Ansichten wohl durch die verschiedenartige Bedeutung erklären lassen, die von den einzelnen Forschern dem Zeitpunkt der eintretenden Längsspaltung zugeschrieben wird, zum Teil aber mögen sie auch auf Einflüsse zurückzuführen sein, die Fixage, Färbung u. a. auf die sich im Teilungsstadium befindenden Kerne ausgeübt haben.

So kam es denn auch, daß Strasburger[1]), der ja als eigentlicher Begründer der pflanzlich-cytomorphologischen Forschung anzusehen ist, zunächst, infolge der anfangs nur wenig ausgebildeten Methodik, gar nichts von einer prophasischen Längsspaltung beobachtete, sondern lediglich von einer Teilung der Äquatorialplatte spricht. „Die Teilung der Kernplatte wird im Äquator vollzogen, und beide Hälften rücken auseinander. Die Trennung in die beiden Hälften erfolgt stets in wesentlich derselben Weise. Elemente, welche in der Äquatorialebene liegen oder dieselbe durchsetzen, erfahren eine Teilung. Bei Körnern, Stäben und Stäbchen geschieht dies einfach durch Einschnürung."

Fast in derselben Weise, d. h. den Zeitpunkt der Längsspaltung betreffend, spricht sich auch Farmer[2]) aus. Nach ihm spalten sich die Chromosomen erst in der Äquatorialplatte.

Doch bereits Flemming[3]) erkannte eine frühere Längsspaltung neben tierischem auch an pflanzlichem Material. Flemmings Ansicht über die Längsspaltung der Chromosomen wird auch bald von Strasburger[4]) geteilt, der etwa folgendes ausführt. „Nachdem der regel-

---

[1]) Strasburger, Zellbildung und Zellteilung, 1880, S. 331.
[2]) Farmer, Über die Kernteilung ... Flora, 1895, S. 58.
[3]) Flemming, Zellsubstanz, Kern- und Zellteilung, 1882, S. 311.
[4]) Strasburger, Über Kern- und Zellteilung im Pflanzenreich, 1888, S. 207.

mäßige Aufbau der Kernfäden aus breiteren Chromatin- und schmäleren Lininscheiben vollendet ist, findet eine Abflachung und Längsspaltung der Fäden statt, die mit einer Teilung der Chromatinscheiben verbunden ist."

Eine verhältnismäßig späte Längsspaltung beschreibt auch Heuser[1]): „Die Längsspaltung der chromatischen Fäden beginnt frühestens in der Kranzform (späteres Knäuelstadium); ihr Anfang kann sich jedoch ebenso häufig bis in die Sternform verzögern, und in den seltensten Ausnahmefällen findet man sogar Tochterfiguren mit Doppelfäden."

Nach Zimmermann[2]) scheint „bezüglich der Phase, in der die Längsspaltung der Chromosomen beginnt, keine vollständige Konstanz zu herrschen; jedenfalls findet dieselbe aber häufig schon im Knäuelstadium statt."

Hof[3]) beobachtete, „daß sich der bandartig verbreiterte und zugleich verkürzte Kernfaden bald zu spalten beginnt. In seiner Mittellinie wird ein hellerer Streifen unterscheidbar. Auf die Längsspaltung der chromatischen Elemente des Fadens folgt auch eine Segmentierung in Chromosomen."

In einem recht frühen Teilungsstadium konnte hingegen D. M. Mottier[4]) die Spaltung der Chromosomen feststellen. „Die Spaltung vollzieht sich schon auf einem sehr frühen Stadium der Kernfadenentwicklung, und zwar bevor dieser ein mehr homogenes, glattrandiges Aussehen im lockeren Knäuelstadium erhält."

Auch Nemeč[5]) beobachtete eine frühe Spaltung: „Die Längsspaltung der Chromosomen fällt oft schon in das Spiremstadium, so daß die individualisierten Chromosomen bereits längsgeteilt sind. Doch bleiben die beiden Hälften miteinander verklebt, so daß sie das Aussehen von homogenen Schleifen besitzen."

C. van Wisselingh[6]) konnte „im Knäuelstadium innerhalb der Kernfäden einen Längsstreifen feststellen, der bei der Kernplatte deutlicher wird und der zwei einander gegenüber stehenden Längsfurchen entspricht."

---

[1]) Heuser, Beobachtungen über Zellkernteilung. Bot. Zentralblatt Bd. 17, 1884, S. 29.

[2]) Zimmermann, Die Morphologie und Physiologie des pflanzl. Zellkerns, 1896, S. 55.

[3]) Hof, Histologische Studien an Vegetationspunkten. Bot. Zentralblatt Bd. 76, 1898, S. 168.

[4]) D. M. Mottier, Über das Verhalten der Kerne bei der . . . Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 31, 1898, S. 151.

[5]) Nemeč, Über die karyokinet. Kernteilung . . . Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 33, 1899, S. 319.

[6]) C. v. Wisselingh, Über das Kerngerüst. Bot. Ztg. I. 1899, S. 163.

Körnicke[1]) spricht sich über den Zeitpunkt betreffend der Längsspaltung der Chromosomen nicht näher aus. Er erwähnt lediglich, daß die Chromosomen durch Längsspaltung in zwei Teile zerfallen.

Nach Küster[2]) kontrahieren sich während der Prophase die Chromosomen (besser gesagt Spiremschlingen) mehr und mehr und erfahren dann sämtlich eine Längsspaltung.

Wie aus dem bisher Gesagten hervorgeht, erkannten die cytologischen Forscher schon verhältnismäßig zeitig, daß die Chromosomen während der Metaphase längsgespalten waren. Über den Zeitpunkt der beginnenden Spaltung aber wurden recht verschiedene Angaben gemacht.

Als erster betonte Grégoire[3]) für pflanzliche Objekte, daß die Längsspaltung schon in früher Prophase stattfindet. Trotzdem aber schien es nach den Untersuchungen anderer Forscher, als ob der Zeitpunkt der beginnenden Spaltung nie ein ganz bestimmter sei, und bei manchen Objekten früher, bei manchen später eintreten könne. Hierzu ist vielleicht zu bemerken, daß häufig die Fixagen und Färbungen in ungünstiger Weise das Sichtbarwerden der prophasischen Längsspaltung beeinflussen können. Über diesen Punkt äußerte sich dann auch schon Flemming[4]) in ausführlicher Weise, und seine Ausführungen sind sicherlich in vielen Fällen recht bedeutungsvoll. In den letzten Jahren ist nun jedoch die Methodik in vielen Beziehungen recht vervollkommnet worden, so daß auch manche Schwierigkeiten in dieser Hinsicht behoben worden sind. Diesen methodischen Fortschritten ist es wohl hauptsächlich zu danken, daß sich in der neueren Literatur auch häufiger Angaben über eine frühzeitige Prophase-Längsspaltung der chromatischen Bestandteile vorfinden. Ja, einige Forscher sprechen sich sogar für eine Längsspaltung im Ruhestadium des Kernes aus. So will Rosenberg[5]) bereits eine Spaltung der Karyosomen in typischen Ruhekernen von Capsella beobachtet haben.

Diese Befunde bestätigt Lundegårdh[6]) durch die Angabe, häufig längsgespaltene Karyosomen in den Ruhekernen von Vicia und Cucurbita festgestellt zu haben.

---

[1]) Körnicke, Der heutige Stand der pflanzl. Zellforschung. Ber. d. d. bot. Gesellschaft, 1903, Bd. 21 (S. 113).

[2]) Küster, Zelle und Zellteilung. Handwörterbuch für Naturwiss., 1914, Bd. X, S. 781.

[3]) Grégoire, La structure de l'élément chromosique au repos et en division. „La Cellule", T. XXIII, 1906.

[4]) Flemming, Zellsubstanz, Kern- und Zellteilung, Leipzig 1882, S. 215.

[5]) O. Rosenberg, Über die Individualität der Chromosomen im Pflanzenreich. Flora, Bd. 93, 1904, S. 259.

[6]) Lundegårdh, Das Karyotin im Ruhekern und sein Verhalten . . . Arch. f. Zellforschung, Bd. 9, Heft 2, S. 228, 230 u. 245, 1912.

Aus meinen Untersuchungen muß ich schließen, daß die prophasische Längsspaltung ziemlich zeitig kenntlich werden kann, daß der Zeitpunkt der beginnenden Spaltung bei den verschiedenen Objekten jedoch recht schwankend ist. Mitunter glaubte ich sogar schon in ganz früher Prophase eine Doppelheit in der Anlage der Chromosomen beobachten zu können, jedoch halte ich es nicht für ganz unmöglich, daß diese Befunde als eine zufällige, dualistische Anordnung einiger Karyotinelemente bei beginnender Strukturveränderung des Kerngerüstes angesprochen werden könnten. Mit ziemlicher Sicherheit aber gelang es mir bei allen von mir bearbeiteten Objekten eine Längsspaltung meist schon im frühen Knäuelstadium festzustellen. Hingegen konnte ich niemals in den Ruhekernen der bearbeiteten Objekte, die wohlausgebildete Karyosomen besitzen, eine Längsspaltung der letzteren beobachten. Gewisse Zweifel gegenüber den Beobachtungen Rosenbergs und Lundegårdhs in diesem Punkte dürften daher vielleicht nicht ganz unberechtigt erscheinen; doch habe ich ihre an anderem Material gemachten Feststellungen nicht nachprüfen können und darf deshalb ihre Beobachtungen nur mit einem gewissen Vorbehalt, der durch ähnliche Untersuchungen an anderem Material Berechtigung findet, aufnehmen. Im allgemeinen möchte ich also nach meinen Befunden für eine prophasische Längsspaltung eintreten, den Zeitpunkt ihres Beginns bei verschiedenen Objekten jedoch als schwankend bezeichnen.

Bei den Untersuchungen hinsichtlich der prophasischen Längsspaltung ließ mich lebendes Material ganz im Stich. Infolge der verschieden starken Lichtbrechung der einzelnen Kernbestandteile war es mir völlig unmöglich, ein deutliches Bild dieser subtilen Vorgänge zu erhalten, und ich mußte deshalb meine Beobachtungen lediglich an allerdings verschiedenartig gehärtetem und gefärbtem Material machen.

Einige Mitteilungen über das Verhalten der Nucleolen während der Prophase und bei der Bildung der Tochterkerne im Anschluß an die über diesen Punkt vorliegende wichtigste Literatur werde ich am Schlusse der Arbeit geben. Mit den Metaphasevorgängen will ich mich in vorliegender Arbeit nicht näher beschäftigen; bemerken möchte ich lediglich, daß bei den bearbeiteten Objekten im Meta- und Anaphasestadium sich eine ziemliche Übereinstimmung bei der Bildung der Kernplatte, dem Auseinanderweichen der Chromosomenhälften und dem Bau der Kernspindel feststellen ließ. Hingegen werde ich genauer auf das Verhalten des Karyotins bei der Bildung der Tochterkerne eingehen. Zur Erklärung einiger Vorgänge, auf die ich später noch zurückkommen werde, ist es aber von Wichtigkeit, schon an dieser Stelle zu bemerken, daß bei der polaren Anhäufung der Chromosomen anscheinend recht häufig Verklebungen derselben an einzelnen Stellen

miteinander eintreten. Auf die Wirkung des Härtungsmittels glaube ich dieses partielle Verkleben kaum zurückführen zu dürfen. Doch, wie schon erwähnt, soll uns die Frage später eingehender beschäftigen.

Allgemein gesagt, herrscht zwischen den Strukturumlagerungen, die sich bei der Bildung der Tochterkerne beobachten lassen, und denen, die sich während der Prophase abspielen, eine große Ähnlichkeit, die Vorgänge selbst gehen natürlich in umgekehrter Reihenfolge vor sich.

Bei Alisma plantago läßt sich bald nach dem Auseinanderweichen der Chromosomenhälften eine ziemlich dichte polare Lagerung der Tochterchromosomen[1]) beobachten, wobei sich eine große Übereinstimmung mit dem ausgebildeten Prophasespirem feststellen läßt. Frühzeitig schon bildet sich um diesen dichten Knäuel eine sehr dünne Kernwandung. (Tafel IV, Photog. 10.) In diesem Stadium ließ sich häufig eine teilweise Verklebung der bandartig gewundenen, schlangenförmigen Telophasechromosomen beobachten. (Tafel IV, Photog. 11.) Als Kunstprodukte glaube ich die Verklebungen nicht ohne weiteres auffassen zu dürfen. Eingehende Untersuchungen an verschiedenartig fixiertem und gefärbtem Material gaben mir immer dieselben Bilder. Die weiteren Beobachtungen, die ich hinsichtlich dieses Punktes im Verlauf der Telophase machte, veranlaßten mich vielmehr, zu glauben, daß derartiges teilweises Verschmelzen für eine spätere anastomosierende Verbindung der Chromosomen bedeutungsvoll sein könne, indem nämlich durch eine Expansion der Telophasechromosomen an den verklebten Stellen die Anastomosen als sekundäre Bildungen entstehen.

Im allgemeinen Teile wird uns diese Frage noch eingehender beschäftigen.

Der Abbau der Telophasechromosomen geht in der Weise vor sich, daß wohl zunächst durch eine gewisse Dehnung an den verklebten Stellen stärkere anastomosierende Verbindungen entstehen. Die glatte Oberfläche der Chromosomen wird rauh und erhält zackige Einbuchtungen. Frühzeitig lassen sich im Innern der Telophasechromosomen Vacuolen erkennen, durch deren Vergrößerung allmählich eine Deformation und schließlich ein Zerfall der Chromosomen bewirkt wird. Das Gerüstwerk tritt deutlicher hervor und scheint in diesem Stadium aus länglichen bis rundlichen, reichlich untereinander anastomosierenden Klümpchen aufgebaut. (Tafel II, Figur 10.) Durch einen weiteren Karyotinabbau und Zerfall dieser Gebilde in kleinere Tröpfchen nehmen die Tochterkerne ein ziemlich gleichförmiges Aussehen an,

---

[1]) Die Zahl der Chromosomen beträgt 12.

das sich bald nicht mehr von einem Ruhestadium unterscheiden läßt. (Tafel II, Figur 11.)

Schwer zu entscheiden ist es, ob während der Telophase eine Längsspaltung der Chromosomen stattfindet. Häufig hatte ich jedenfalls den Eindruck, besonders wenn die Auflösungserscheinungen der Chromosomen schon ziemlich weit fortgeschritten waren, daß ihr Bau ein dualistischer sei, sie selbst also als Doppelfäden anzusprechen seien. (Tafel III, Figur 5.) Auch in späterer Telophase glaubte ich des öfteren noch einen Dualismus im Bau der Chromosomen feststellen zu können. Gegenüber einigen Literaturangaben muß ich jedoch bemerken, daß ich nie etwas von einer Längsspaltung während der Anaphase oder frühen Telophase beobachten konnte. Es wäre ja vielleicht nicht ganz unmöglich, daß eine Längsspalte in früher Telophase durch das zeitige Auftreten von Vacuolen und Alveolen innerhalb der Tochterchromosomen verdeckt werden könnte. Doch, wie dem auch sei, mit absoluter Sicherheit, wie während des Prophasespirems, konnte ich in der Telophase eine Längsspaltung der Chromosomen nicht feststellen.

Auch lebendes Material ließ mich, wie ja immer bei Untersuchungen subtiler Dinge, in dieser Hinsicht im Stich. Die verschiedenartigen Lichtbrechungen der einzelnen Kernbestandteile und Vacuolen erschweren bei Beobachtungen im Leben die Beurteilung aller Fragen, die sich auf feinere Strukturumlagerungen beziehen. Nach meinen Untersuchungen zu schließen, glaube ich kaum, daß es bisher irgend jemand gelungen ist, an lebendem Material die feineren Vorgänge im Kern während der Prophase oder Telophase in eindeutiger Weise zu beobachten. Auch bezüglich der Frage, ob sich in den Tochterkernen ein continuierliches oder discontinuierliches Spirem ausbildet, versagt eine Beobachtung an lebendem Material völlig. Selbst an gehärteten und gefärbten Präparaten gelang es mir nicht mit voller Sicherheit diese Frage zu entscheiden. Immerhin glaube ich mit gutem Grunde, mich für eine Discontinuität des Spirems aussprechen zu dürfen, denn es gelang mir nie ein Verschmelzen der Chromosomenenden, die auch noch innerhalb des Knäuels als freiliegend zu beobachten sind, festzustellen. (Tafel II, Figur 20.) Wie schon erwähnt, fanden lediglich an einzelnen Stellen Verklebungen der Chromosomen untereinander statt, die schließlich eine anastomosierende Verbindung bedingen.

Bei Bildung der Tochterkerne scheidet sich auch die Nucleolarsubstanz, die sich im prophasischen Spiremstadium gänzlich gelöst hatte, allmählich wieder ab, und zwar in der Weise, daß zwischen den einzelnen durch Alveolisierung und Vacuolisierung schon ziemlich stark zersetzten Chromosomen kleinere kompakte Tröpfchen erscheinen, die allmählich zunächst zu etwa vier größeren mit einander ver-

schmelzen. (Tafel II, Figur 6.) Durch eine weitere Vereinigung dieser größeren Gebilde mit einander entstehen meist 1—2 anfangs längliche, später mehr kuglige Nucleolen, die während der späteren Telophase dicht vom Gerüstwerk des Kernes umgeben sind. (Tafel IV, Figur 12.) Erst beim Übergang in den Ruhezustand bildet sich allmählich rings um die Nucleolen ein kleiner hyaliner Hof aus, der an Größe zuzunehmen scheint, je länger sich der Kern in Ruhe befindet. Auf das Nähere betreffend das Verhalten der Nucleolen bei der Bildung der Tochterkerne werde ich in einem späteren Teile noch einmal zu sprechen kommen.

Trotz einiger spezifischen Unterschiede findet bei Sagittaria sagittifolia die Tochterkernbildung im allgemeinen ähnlich wie bei Alisma statt. Auch bei diesem Objekt, das wiederum ziemlich lange, bandartige Chromosomen[1]) besitzt, lagern sich die Tochterchromosomen nach dem Auseinanderweichen in einer polaren Anhäufung. Ziemlich dicht aneinander liegend, umgeben sie sich bald mit einer dünnen Kernwandung. Häufig konnte ich auch hier Verklebungen an einzelnen Stellen beobachten, jedoch nur an den der Mitte der ursprünglichen Zelle zugewandten Enden, während die anderen Enden zunächst frei nach den Polen zu hinragten. Bald rücken jedoch die Telophasechromosomen noch näher aneinander und ihre anfangs freien Enden kommen infolge einer Einkrümmung in einem knäuelartigen Gebilde durcheinander zu liegen, so daß es mir bei diesem Objekt nicht mit Sicherheit gelang festzustellen, ob in diesem Knäuel ein continuierlicher oder discontinuierlicher Faden gebildet wird. Zumeist hatte ich den Eindruck, als ob die Enden als solche immer frei lägen, abgesehen von verhältnismäßig dünnen Anastomosen, die eine Verbindung der Tochterchromosomen bewerkstelligen dürften. Jedoch, wie schon gesagt, kann man sich bei diesem Objekt nicht einwandfrei für eine Discontinuität des Telophasespirems aussprechen. Allmählich konnte ich auch bei Tochterchromosomen von Sagittaria die Bildung einer inneren Vacuolisation erkennen, die langsam zu einer Alveolisation der einzelnen Karyotinelemente führte. Durch eine koordinierte Ausbildung entstanden auch lappenartige Anastomosen. (Tafel III, Figur 6.) Durch eine weitergehende Alveolisation und Bildung neuer anastomosierender Verbindungsfäden verlieren nach und nach die Chromosomen ihre ursprüngliche Gestalt, während die Bildung des Karyotinreticulums innerhalb der sich stärker ausbildenden Kernwandung an Deutlichkeit stark zunimmt. Doch auch in verhältnismäßig schon weit fortgeschrittener Telophase lassen sich die durch Alveolisation schon stark deformierten Chromosomen als solche noch ziemlich genau erkennen.

---

[1]) Es wurden 16 Chromosomen gezählt.

(Tafel III, Figur 8) Erst ein weiterer Karyotinabbau bedingt, daß man sie nach einiger Zeit nicht mehr als selbständige Stücke feststellen kann. Das Kerngerüst hat inzwischen einen schwammartigen Aufbau angenommen. Erst durch eine spätere Lokalisation innerhalb des ruhenden Gerüstwerkes treten einzelne Stellen stärker hervor. Wie in einem früheren Teile näher erörtert wurde, dienen diese bevorzugten Stellen bei einer neuen Kernteilung als Zentren für die Karyotinkonzentration und dürften aus diesem Grunde als den Karyosomen anderer Objekte ähnliche Gebilde angesprochen werden können. Jedenfalls konnte ich beobachten, daß diese an einzelnen Stellen des Kerngerüstes stattfindenden Karyotinansammlungen bei einer folgenden Karyokinese als bevorzugte Stellen aufzufassen sind, die eine Karyotinanlagerung bei der Bildung neuer Chromosomen erleichtern dürften. Hervorzuheben ist nur, daß die Zentren innerhalb des Gerüstwerkes im Ruhekern durch sekundäre Lagerung zu entstehen scheinen. Auch bei Sagittaria schien es mir des öfteren, obwohl ich weder an lebendem noch an gehärtetem Material von einer direkten Längsspaltung der Telophasechromosomen etwas beobachten konnte, als ob die Chromosomen einen dualistischen Bau zeigten. Häufig nämlich glaubte ich bei dem Karyotinabbau feststellen zu können, daß bei fortschreitender Rekonstruktion der Tochterkerne die stark alveolisierten Chromosomen oder ihre Fragmente eine Art Doppelfäden darstellten. (Tafel III, Figur 4.) Inwieweit man jedoch bei diesen vielleicht öfters auch zufälligen Bildungen von einem dualistischen Bau der Telophasechromosomen sprechen darf, entzieht sich trotz eingehender Untersuchungen einer sicheren Beurteilung. Sicherlich dürften sehr häufig zufällig parallele Lagerungen der Chromosomenteile als dualistisch angelegt gedeutet werden können. Beim Eintreten in den Ruhezustand sind jedenfalls die Chromosomen als morphologische Individuen verschwunden, und damit natürlich auch ein eventuell dualistischer Bau derselben. Die anfangs sehr zart angelegte Kernwandung hat bei dem allmählichen Übergang von Telophase zur Ruhe auch bedeutend an Masse zugenommen. Wie ich in einem früheren Teile bereits erörterte, möchte ich nach meinen Beobachtungen glauben, daß die Massenzunahme der Kernwandung auf einer innenseitigen Karyotinanlagerung beruht.

Die Nucleolarsubstanz, die während der Ausbildung der Prophasechromosomen nach und nach gänzlich verschwunden war, differenziert sich innerhalb der Kernwandung während der Telophase allmählich wieder heraus. Zuerst erscheinen zwischen den sich alveolisierenden Chromosomen oder ihren Teilen kleine Tröpfchen, die sich zu immer größeren mit einander vereinigen, und bei weiter fortschreitender Telophase zumeist zu einem oder auch zwei bis drei Kernkörperchen

verschmelzen. Diese neugebildeten Nucleolen zeigen, ebenso wie bei beginnender Prophase, im allgemeinen eine sehr wechselnde Form, die auf amöboide Beweglichkeit der Masse schließen läßt. Bei weiterer Herausdifferenzierung des endgültig schwammig erscheinenden Karyotingerüstes wird auch die Form der Nucleolen eine gleichförmigere, wiewohl auch fertig ausgebildete Nucleolen nicht immer eine kuglige bis ellipsoide Gestalt anzunehmen brauchen, sondern sogar recht häufig auch während des Ruhezustandes einen sichelförmigen und verschiedenartig gelappten Umriß behalten können. Die Nucleolen werden von dem Gerüstwerk des Kernes eng umschlossen, auch in älteren Ruhekernen konnte ich nie an lebendem oder fixiertem Material um die Nucleolen einen hyalinen Hof beobachten. Da bei anderen Objekten, die in gleicher Weise behandelt wurden wie Sagittaria, sich regelmäßig ein Hof um den Nucleolus feststellen ließ, glaube ich, in diesen Fällen Grund zu der Annahme zu haben, daß die Höfe als präformierte Bildungen aufzufassen sind. Meine Auffassung fand Bestätigung durch Untersuchungen an lebendem Material. Auf das Verhalten der Nucleolarsubstanz bei der Bildung der Tochterkerne komme ich im späteren Abschnitt noch einmal zu sprechen.

Spezifisch von Alisma wie auch von Sagittaria etwas abweichend gehen die telophasischen Strukturumlagerungen in den Kernen von Butomus umbellatus vor sich. Im allgemeinen wird man jedoch auch bei diesem Objekte große Übereinstimmung mit den Tochterkernbildungen der beiden bisher behandelten Objekte feststellen können. Das mit Flemming und Merkel gehärtete Material zeigte allerdings im Ruhe- und Prophasestadium eine sehr große Ähnlichkeit mit dem Kern von Sagittaria, indem sich nämlich auch bei Butomus innerhalb des ziemlich dichten Kerngerüstes stärker hervortretende Stellen beobachten lassen, die als bevorzugte „Zentren“ während der Prophase einer Karyotinlokalisation recht günstig zu sein scheinen. Wie ich bereits in einem früheren Teil ausführte, zeigte es sich bei Untersuchungen an Material, das mit Keiserscher Flüssigkeit fixiert wurde, daß diese an mit Flemming und Merkel gehärteten Präparaten stärker aus dem Gerüst hervortretenden Stellen in Wirklichkeit nur von dem dichten Kerngerüst verdeckte, kleinere Karyosomen sind. Dieselben Wirkungen der einzelnen Fixagen, die wir bei den Prophasestadien kennen gelernt haben, finden wir bei den Telophasen wieder. Aus meinen Beobachtungen war ersichtlich, daß Merkel und Flemming die feineren Kernstrukturen im allgemeinen unverändert erhalten, während Keisersche Fixage auf die feineren Teile zerstörend wirkt, wodurch die Kernstruktur nicht so dicht erscheint, und auf diese Weise die kleinen, sonst meist überdeckten Karyosomen deutlicher hervortreten läßt. Die telophasischen Strukturumlagerungen bei Flemming-

und Merkel-Material zeigen große Ähnlichkeit mit den bei Sagittaria beobachteten Vorgängen, nur daß bei Butomus die hervortretenden Stellen im Kerngerüst nicht als sekundäre, sondern als primäre Bildungen aufzufassen sind. Näher will ich mich nun mit der Telophase bei nach Keiser fixiertem Material beschäftigen.

Die bipolar gelagerten Tochterchromosomen[1]), die bei diesem Objekt nur an einzelnen Stellen, meist an dem der Kernplatte zugewendeten Chromosomenende mit einander verklebt erscheinen, umgeben sich bald mit einer zarten Kernwandung, innerhalb deren sie den Kernraum nach kurzer Zeit in gleichmäßiger Weise durchsetzen. An den Tochterkernen von Butomus glaubte ich mit ziemlicher Sicherheit feststellen zu können, daß kein continuierliches Spirem gebildet wird, sondern daß vielmehr die schon in der polaren Anhäufung freiliegenden Enden der Chromosomen auch innerhalb der Telophasekernwandung sich nicht mit einander vereinigen, und ihre ursprüngliche Selbständigkeit beibehalten. Jedenfalls konnte ich fast stets im Stadium des Tochterkernknäuels die freien Chromosomenenden beobachten. Eine Verbindung der Chromosomen wurde lediglich durch dünne fadenartige Karyotinelemente bewirkt, die ich als Anastomosen ansprechen möchte. Durch eine bald im Innern beginnende Vacuolisation und Alveolisation, und durch eine äußere Expansion der Tochterchromosomen, die an den verklebten Stellen wohl die Bildung anastomosierender Fäden bedingen dürfte, fängt der Inhalt der Chromosomen sich zu lockern an. Dieses Stadium schreitet schließlich bis zum Zerfall der Chromosomen in einzelne unter einander durch reichliche Anastosomen verbundene Teile fort. Immerhin läßt sich noch nach längerer Zeit die Lage der sich allmählich weiter deformierenden Chromosomen erkennen, zumal immer ein oder auch mehrere, verhältnismäßig kompakte Teilstücke der Chromosomen erhalten bleiben. Diese festen, sich nicht weiter alveolisierenden Chromosomenfragmente, die auch während des sich nun vollendenden Gerüstaufbaues nicht verschwinden, liegen in gleichmäßiger Weise von den Gerüstteilchen dicht umschlossen im Kernraum. (Tafel II, Figur 17.) Bei den Beobachtungen an diesem Objekt wurde es mir auch zur Gewißheit, daß sich ein Chromosom nicht immer nur aus einem Karyosom aufbaut, ich glaubte sogar, feststellen zu können, daß häufig auch drei Karyosomen ihr Entstehen dem Karyotinabbau eines Chromosoms verdankten. Bei der Schilderung der Prophase wies ich bereits darauf hin, daß sich nach meinen Beobachtungen mitunter mehrere Karyosomen am Aufbau eines Chromosoms zu beteiligen scheinen. Auf diese Weise ist die immerhin große Anzahl der verhältnismäßig kleinen Karyosomen

[1]) Die Chromosomenzahl beläuft sich auf 16.

im Ruhekern von Butomus erklärt. Häufig zeigten in weiter fortgeschrittener Telophase die Fragmente der Chromosomen eine ziemlich parallele Lagerung zueinander, so daß ich wiederholt den Eindruck gewann, als ob der Bau der Telophasechromosomen ein dualistischer sei. Von einer eigentlichen Längsspalte konnte ich allerdings mit Sicherheit nie etwas beobachten, ebensowenig, wie etwa von einer Längsspaltung der kleinen Karyosomen. Im Verlauf der Tochterkernbildung hat auch die anfangs sehr dünne Kernwandung bedeutend an Masse zugenommen, jedenfalls, wie ich glauben möchte, durch innere Karyotinanlagerung, während das Kerngerüst mehr und mehr das bereits beschriebene Aussehen des Ruhekerns annimmt.

Die Nucleolarsubstanz, die im Verlauf der Prophase gänzlich verschwunden war, wird bei der Rekonstruktion der Tochterkerne von neuem gebildet. Es lassen sich zunächst einzelne kleinere Nucleolarsubstanzmassen beobachten, die zu größeren miteinander zu verschmelzen scheinen, die ihrerseits durch weitere Vereinigungen schließlich zur Bildung eines oder mehrerer meist kugliger Nucleolen im Ruhestadium führen dürften. Solange sich der Kern noch im Telophasestadium befindet, d. h. solange der Kern noch nicht in völliger Ruhe ist, scheinen die Nucleolen dicht vom Karyotingerüst umschlossen zu sein, und erst beim Übergang in die Ruhe dürfte sich wohl der hyaline Hof, der sich am Ruhekern unschwer erkennen läßt, um den Nucleolus bilden. Jedenfalls konnte ich ihn an Kernen, die sich im Ruhezustand befanden, an lebendem und gehärtetem Material feststellen. In einem späteren Abschnitt komme ich auf das Verhalten des Nucleolus bei der Kernteilung noch zurück.

An dieser Stelle möchte ich noch einmal hervorheben, wie notwendig zur richtigen Beurteilung der karyokinetischen Strukturumlagerungen im Kern vergleichende Beobachtungen an verschiedenartig fixiertem und, wenn möglich, auch lebendem Material sind. Bei diesem Objekte würde man hinsichtlich der Karyosomen kaum zu einwandfreien Ergebnissen gelangen, wenn man seine Untersuchungen einseitig nur an Material machen würde, das in einer bestimmten Weise gehärtet und gefärbt wurde. An lebendem Material blieb mir leider eine Einsicht in die subtilen Karyotinumlagerungen während der Telophase versagt. Die gröberen Bildungen, die ja allerdings erst das Resultat vieler feiner Strukturumlagerungen darstellen, konnte ich auch im Leben beobachten und fand eine Übereinstimmung mit den an gehärtetem Material festgestellten Befunden.

Ähnlich den Strukturumlagerungen, die sich während der Telophase im Kern von Butomus beobachten ließen, dürften auch die telophasischen Vorgänge der noch zu behandelnden drei Objekte vor sich gehen. Besonders große Übereinstimmung mit Butomus zeigt

aber Ranunculus während der Tochterkernbildung. Für eine richtige Beurteilung aller Telophasenvorgänge ist auch bei Ranunculus ein vergleichendes Studium an verschiedenartig fixiertem Material erforderlich. Deshalb erscheint es mir günstig, meine Beobachtungen einerseits an mit Flemming und Merkel, andererseits an mit Keiser fixiertem Material zu erklären. Unschwer lassen sich die anscheinend je nach der Härtungsmethode verschiedenartig verlaufenden Karyotinumlagerungen miteinander in Einklang bringen. Bei Material, das mit Flemming oder Merkel gehärtet wurde, läßt sich wie bei Butomus ein Verkleben der polar angehäuften[1]) Tochterchromosomen an einzelnen Stellen, besonders in der Nähe des der Kernplatte zugewandten Endes beobachten, während das andere Ende sich frei nach dem Pol hin erstreckt. Frühzeitig bildet sich eine dünne Kernwandung aus, innerhalb derer sich die Chromosomen, bald in harmonischer Weise den Kernraum ausfüllend, lagern. Mit ziemlicher Sicherheit glaube ich festgestellt zu haben, daß die freien Enden der einzelnen Telophasechromosomen, abgesehen von einer feinfädigen Verbindung, nie miteinander verschmelzen, d. h. aber: es läßt sich nur ein discontinuierliches Spirem beobachten. Jedenfalls konnte ich in dem sonst dichten Spirem fast immer die freien Enden der noch verhältnismäßig langen Chromosomen erkennen. In fortschreitendem Telophasezustand tritt immer deutlicher eine innere Vacuolisierung und Alveolisierung, sowie eine damit verbundene Ausdehnung der einzelnen Chromosomen hervor. (Tafel II, Figur 9.) Ihre glatte Oberfläche geht dabei verloren und erscheint noch rauher durch Bildung anastomosierender Fäden, die sich wenigstens zum Teil auf das Ausdehnen der an einigen Stellen miteinander verklebten Chromosomen zurückführen lassen dürften. Die durch die eben geschilderten Vorgänge bewirkte Auflockerung der Karyotinmassen führt schließlich zu einem Zerfall der ursprünglichen Tochterspirem-Bestandteile. Von den Chromosomen bleiben nur einzelne, festere, nicht vacuolisierte Teilstücke erhalten, die in gewissen Zügen angeordnet erschienen. Im Zusammenhang mit einem weiteren Karyotinabbau und einem deutlicheren Herausdifferenzieren des Kerngerüstes verteilen sich die ziemlich zahlreichen, rundlichen bis länglichen kompakteren Chromosomenreste gleichmäßig im Kernraum. Je dichter das Kerngerüst wird, um so schwerer sind die Chromosomenüberbleibsel zu erkennen. Bei fertig ausgebildetem Ruhestadium werden sie von dem dichten Karyotingerüst derart überdeckt, daß sie nur noch als stärker hervortretende Stellen innerhalb des Gerüstwerkes zu sehen sind, und man nicht mehr den Eindruck hat, als ob es sich um Karyosomen handeln könnte. In mit Keiser fixiertem Material

[1]) Die Chromosomenzahl beträgt 8.

scheinen sich die Telophasevorgänge etwas anders abzuspielen. Allerdings stimmen die anfänglichen Karyotinumlagerungen an verschiedenartig gehärtetem Material zunächst ziemlich überein. Sobald die innere Vacuolisation und Alveolisation eine stärkere Ausdehnung annehmen, läßt es sich beobachten, daß die Tochterkernchromosomen in einzelne kompaktere Stücke zerfallen, die, durch Anastomosen verbunden, häufig eine parallele Lagerung zeigen. Ob und wieweit dieser Zustand auf einen dualistischen Bau der Telophasechromosomen hindeutet, wage ich nicht zu entscheiden. Die zunächst in gewissen Zügen angeordneten Teilstücke verteilen sich bald regelmäßig innerhalb der Kernwandung. (Tafel II, Figur 12.) Die kleinsten Teilchen der Chromosomenüberreste verschwinden allmählich gänzlich und scheinen ihren Karyotingehalt zum weiteren Aufbau des Kerngerüstes abzugeben, während die größeren länglichen bis rundlichen Stücke als selbständige Körperchen erhalten bleiben. Ihre Zahl schien mir häufig wenigstens annähernd mit der der Chromosomen übereinzustimmen. Innerhalb des fertig ausgebildeten Karyotingerüstes im Ruhezustand bewahren die Teilstücke, die ich hier unbedingt als Karyosomen ansprechen muß, ihre Selbständigkeit. Eine Längsspaltung der einzelnen Karyosomen, wie sie einige Forscher bei anderen Objekten festgestellt haben wollen, konnte ich in keinem Falle beobachten. Die anfangs recht zarte Kernwandung wird während der Telophase mit fortschreitendem Karyotinabbau immer deutlicher und kompakter, was sich vielleicht durch eine zunehmende innere Karyotinanlagerung erklären läßt.

Die Nucleolarsubstanz, die bei wohlausgebildetem Prophasespirem immer gänzlich verschwunden war, wird bei fortschreitender Bildung der Tochterkerne von neuem ausgeschieden. Zunächst lassen sich zwischen den sich alveolisierenden Tochterchromosomen kleine Tröpfchen von Nucleolarsubstanz beobachten, die sich miteinander allmählich zu einigen größeren zu vereinigen scheinen. In fortgeschrittenerem Telophasestadium waren meist vier größere, längliche, häufig auch sichelförmig gebogene Kernkörperchen zu beobachten, die ihrerseits wieder zu einem oder zwei Nucleolen verschmolzen. In ihrem Inneren ließen sich sehr häufig ein oder mehrere Vacuolen feststellen. Um den anfangs dicht vom Karyotingerüst umschlossenen Nucleolus bildet sich im Ruhezustand bald ein kleiner hyaliner Hof, dessen Vorhandensein auch an lebendem Material ziemlich sicher beobachtet werden konnte. In einem späteren Teil wird dieser Punkt noch einmal erörtert werden. Die scheinbaren Unterschiede bezüglich der Telophasevorgänge an verschiedenartig gehärtetem Material sind also, wie aus dem oben Gesagten ersichtlich ist, lediglich auf Rechnung der Wirkung der einen oder anderen Fixierungsflüssigkeit zu setzen. Die Keisersche Fixage mit ihrer sicherlich z. T. karyotinlösenden Wirkung ist nur

zu empfehlen, wenn es sich darum handelt, gröbere Strukturen aus einem sonst dichten Kerngerüst deutlicher hervortreten zu lassen. Der wahre Aufbau des Kerngerüstes wird aber durch Flemming und Merkel bestimmt naturgetreuer erhalten. Wie schon mehrmals betont, ist es aber sicherlich von großem Wert, Kernstrukturen an verschiedenartig fixiertem Material zu untersuchen, um dann durch angestellte Vergleiche ein möglichst genaues Bild der natürlichen Vorgänge zu erhalten.

In den Kernen von Nymphaea alba und Nuphar luteum finden die für die Telophase charakteristischen Formveränderungen der Chromosomen in so übereinstimmender Weise statt, daß ich glaube, die beiden Objekte in diesem Punkte gemeinsam behandeln zu dürfen. Die kurzen, dicken, kommaförmigen Chromosomen sammeln sich nahe den Spindelpolen und umgeben sich frühzeitig mit einer zarten, dünnen Kernwandung. Trotz einer dichten Lagerung der Chromosomen konnte ich nicht erkennen, daß dieselben an einzelnen Stellen miteinander verklebt wären. Nicht ganz leicht läßt sich bei den verhältnismäßig kleinen Gebilden, auch bei Anwendung sehr starker Vergrößerung, eine im Inneren der Telophasechromosomen stattfindende Vacuolisation und Alveolisierung beobachten. Der mittelste Teil schien mir im allgemeinen während der Telophase nicht angegriffen zu werden, während die um ihn gelagerten Karyotinschichten stark alveolisiert wurden. Auf diese Weise geht auch wahrscheinlich die glatte Oberfläche der Tochterchromosomen verloren, denn schon ein frühes Telophasestadium läßt sie als ziemlich zackig erscheinen. Weiter dürfte auf diesen Vorgängen auch die Bildung zahlreicher Anastomosen beruhen, die eine Verbindung der sich abbauenden Chromosomen bewirken. Innerhalb des sich allmählich immer stärker ausbildenden Karyotin-Balkengerüstes liegen die als Chromosomenreste anzusprechenden kompakteren Karyosomen in gleichmäßiger Weise verteilt. (Tafel III, Figur 7.) In einem späteren Telophasestadium hatte ich nach eingehenden Untersuchungen in vielen Fällen den Eindruck, als ob ihre Zahl mit der der Chromosomen ziemlich übereinstimme. (Ihre Zahl beträgt etwa 48.) Daneben können aber auch sonst noch kleinere Karyotintröpfchen entstehen, so daß es bei den verschiedenen Größenverhältnissen oft sehr schwer ist, zu unterscheiden, welche Gebilde als selbständige Karyosomen anzusprechen sind. Immerhin konnte ich mit Sicherheit feststellen, daß die Karyosomen nichts anderes als Chromosomenreste, also primäre Bildungen sind, und nicht durch eine spätere Karyotinlokalisation im Ruhekern, wie bei Sagittaria, entstehen.

Keinesfalls aber kann bei diesen Objekten von dem Vorhandensein eines continuierlichen Spirems in den Tochterkernen gesprochen

werden, denn nie ließ sich ein Stadium beobachten, in dem sich die Chromosomen zu einem oder auch nur annähernd einem Kernfaden vereinigten. Innerhalb der Kernwandung zeigten sie sich vielmehr stets gleichmäßig verteilt und nur durch feine Anastomosen verbunden. Auch eine Längsspaltung der Telophasechromosomen gelang es mir nie zu beobachten. Überhaupt ist es wegen der geringen Größe der Karyotinstrukturen in den Kernen von Nymphaea und Nuphar sehr schwierig einen genauen Einblick in diese subtilen Dinge zu gewinnen.

Beim Übergang der Prophase in die Metaphase, also beim Auflösen der Kernwandung war in den meisten Fällen die Nucleolarsubstanz noch nicht völlig geschwunden. Kleinere Nucleolenteilchen ließen sich deshalb zumeist als „extranucleäre Nucleolen" während der Meta- und Anaphase bei Nymphaea und Nuphar beobachten, und zwar fast immer an den Spindelpolen oder zwischen den Spindelfäden. (Tafel IV, Photog. 13.) Ehe jedoch eine Kernwandung um die polar gehäuften Chromosomen gebildet wird, wandern diese Teile des ursprünglichen Nucleolus näher an die polaren Chromosomenhaufen, ja, sie lagern sich sogar häufig zwischen die Tochterchromosomen, sodaß sie nach der Bildung der neuen Kernwandung immer innerhalb dieser festzustellen sind. Anfänglich treten in den jungen Tochterkernen mehrere kleinere Kernkörperchen auf, deren Massen jedoch allmählich zu ein oder zwei größeren verschmelzen. In fertig ausgebildeten Tochterkernen ist die Masse der Nucleolarsubstanz eine recht bedeutende. Frühzeitig umgeben sich die anfangs allerdings dicht vom Karyotingerüst umschlossen erscheinenden Kernkörperchen mit einem hyalinen Hofe, der im älteren Ruhestadium eine ziemliche Ausdehnung aufweisen kann. Allein auf Schrumpfungserscheinungen, die durch die Wirkung der Fixage hervorgerufen sein könnten, dürften sich die Gebilde sicherlich nicht zurückführen lassen, da auch Untersuchungen an lebendem Material sie erkennen ließen. Feinere Strukturumlagerungen während der Telophase konnten mit den zur Verfügung stehenden Mitteln nicht beobachtet werden. Am empfehlenswertesten ist es, die Untersuchungen hinsichtlich des Telophasezustandes bei Nymphaea und Nuphar an Material anzustellen, das mit Merkel oder Flemming gehärtet und mit Heidenhain und Bordeauxrot gefärbt wurde. Berücksichtigt man die, feinere Karyotinstrukturen auflösende Wirkung der Keiserschen Flüssigkeit, so kommt man auch mit dieser Fixage zu guten Ergebnissen.

In dem nun folgenden Teil meiner Arbeit sollen die während der Prophase zu beobachtenden Strukturveränderungen allgemein behandelt werden. Daneben werde ich auf die wichtigsten Literatur-

angaben vom Beginn der cytologischen Forschung bis zur Jetztzeit eingehen.

Nach den Beobachtungen, die ich an allen von mir bearbeiteten Objekten machen konnte, nähern sich die an den beiderseitigen Polen gelagerten Tochterchromosomen beim Übergang der Ana- in die Telophase einander und bilden dabei zumeist ähnliche Gebilde, wie in der Äquatorialplatte, sodaß Flemming ihnen mit gutem Rechte die Bezeichnung „Tochtersterne" beilegen konnte. In fast allen Fällen glaubte ich mit Bestimmtheit feststellen zu können, daß an einzelnen Stellen Verklebungen der Chromosomen miteinander stattfanden, die jedoch kaum der Wirkung der Fixagen zuzuschreiben sein dürften; denn dazu war ihr Auftreten ein zu regelmäßiges. Zu einer völligen gegenseitigen Aneinanderlagerung der Telophasechromosomen dürfte es wohl nie kommen, denn zumeist konnte ich die polargerichteten Chromosomenenden freiliegend sehen, während näher dem entgegengesetzten Ende sich die Verklebungen feststellen ließen. Eine geringere Neigung zu stellenweisem Verkleben zeigten allerdings Objekte mit besonders kurzen Chromosomen, wie z. B. Nymphaea und Nuphar. Nach und nach wird die polare Anhäufung dichter, wobei die Chromosomen, besonders, wenn es sich um bandartig ausgebildete handelt, sich knäuelartig durcheinander lagern. Bald läßt sich auch um dieses Dispirem die Anlage einer neuen sehr zarten Kernwandung beobachten. Hinsichtlich der eben beschriebenen Vorgänge äußern sich in ähnlicher oder übereinstimmender Weise ältere und jüngere cytologische Forscher. Daneben finden sich in der Literatur jedoch auch einzelne Angaben, die ein gänzliches Verschmelzen der Tochterchromosomen in der Telophase betonen. Nach meinen Untersuchungen möchte ich jedoch glauben, daß diese letzteren Angaben wenigstens zum großen Teil auf Beobachtungen zurückzuführen sind, die an Material gemacht wurden, das in ungünstiger Weise von den angewandten Fixierungsflüssigkeiten beeinflußt wurde. Deshalb dürfte diese Ansicht auch zumeist in der älteren Literatur zu finden sein, in einer Zeit, als die Methodik noch auf ihrer ersten Entwickelungsstufe stand.

Nach Strasburger[1]) „legen sich die Tochterchromosomen ihrer ganzen Länge nach aneinander, um sich zu vereinigen, und bald ist die Entstehung der Tochterkernanlagen aus Stäbchen nur an einer entsprechenden Streifung zu erkennen. In den meisten pflanzlichen Kernen hebt sich alsbald eine gemeinsame Wandung von der Kernanlage ab. Das Innere der Anlage erscheint von Balken durchsetzt, die in kleinere Körner zerfallen."

---

[1]) E. Strasburger, Zellbildung und Zellteilung. Jena 1880, S. 336.

Heuser[1]) konnte beobachten, daß durch Verschmelzung an verschiedenen Berührungsstellen der Knäuelverbindungen sich das Gerüstwerk der Tochterkerne ausbildet. In ähnlichem Sinne wie Heuser erklärt auch Hof[2]) die ersten Telophasenvorgänge.

Zimmermann[3]) spricht sich dafür aus, „daß die nach dem Äquator hinstrahlenden Enden der Chromosomenhälften eingezogen werden. Gleichzeitig nehmen diese einen immer mehr geschlängelten Verlauf an, sodaß schließlich in den Tochterkernen wieder ein ähnliches dichtes Fadenknäuel vorhanden ist, wie in der ersten Teilungsphase des Kerns." Nach meinen Beobachtungen zeigten weniger die äquatorial- als die polargerichteten Chromosomenenden die Eigenschaft, sich nach innen einzubiegen. Immerhin könnten diese Unterschiede sich vielleicht auf das verschiedene Material zurückführen lassen, das bearbeitet wurde.

Nach Rosens[4]) Ansicht, der ich in den Hauptpunkten unbedingt beistimmen muß, „wird der ganze Kreis rückwärts durchlaufen, der sich bei der Bildung des Kernfadens beobachten ließ". Auf das Nähere brauche ich hier nicht einzugehen, da ich es bei der Schilderung der Prophasevorgänge schon behandelte.

Auch die Beobachtungen v. Wisselinghs[5]) decken sich ziemlich genau mit meinen eigenen. Nach den Feststellungen dieses Forschers sind die Kernfäden, wenn sie sich den Polen nähern, wieder fester miteinander verbunden. An einem Ende sind sie miteinander verschmolzen, das andere Ende ist frei. Nachher ziehen sich die Kernfäden zusammen und bilden einen dichten Knäuel von dicken Fäden.

Etwas abweichende Angaben macht Nemec[6]). Nach seiner Ansicht nehmen die an den Polen angelangten Chromosomen eine polare Anordnung an. Die Enden der Chromosomen sollen miteinander verschmelzen und die Chromatinschleifen pseudopodienartige seitliche Fortsätze entsenden, die sich gegenseitig netzartig verbinden. In gleicher Weise spricht sich auch Körnicke[7]) für die ersten Telophasevorgänge aus.

---

[1]) E. Heuser, Beobachtungen über Zellkernteilung. Bot. Zentralblatt, Bd. 17, 1884, S. 89.

[2]) A. Hof, Histologische Studien an Vegetationspunkten, Bd. 76, 1898, S. 221.

[3]) A. Zimmermann, Morphologie u. Physiologie des pflanzlichen Zellkerns, 1896, S. 51.

[4]) F. Rosen, III. Kerne und Kernkörperchen in meristematischen und sporogenen Geweben. Beitr. z. Biologie d. Pflanzen, Bd. 7, 1896, S. 255.

[5]) C. v. Wisselingh, Über das Kerngerüst. Bot. Ztg. 1899, S. 170.

[6]) B. Nemeč, Über die karyokinet. Kernteilung in der Wurzelspitze. . . . Jahrb. f. wissensch. Bot. Bd 33, 1899, S. 330/331.

[7]) Körnicke, Der heutige Stand der pflanzl. Zellforschung. Bericht d. d. bot. Gesellschaft, 1903, Bd. 21 (S. 113).

Eine völlige Bestätigung finden meine eigenen Beobachtungen und die Ausführungen v. Wisselinghs hinsichtlich der ersten Telophasestadien durch die ausführlichen Berichte Grégoires und Wygaerts[1]. Nach der Auffassung dieser beiden Forscher führt die zähflüssige Beschaffenheit der Chromosomen in der polaren Anhäufung zu einer stellenweisen Verklebung dieser einzelnen Gebilde, während eine Vereinigung mit ihren Enden nicht erfolgt. Vielmehr zeigen sich die Telophasechromosomen durch seitliche Brücken miteinander verbunden; diese Brücken dürften durch eine Dehnung der sich allmählich lockernden Karyotinsubstanz an den Verschmelzungsstellen entstehen. Im Bonner Lehrbuch pflichtet auch Strasburger dieser Ansicht bei. Des Näheren komme ich auf die Auffassung der letztgenannten Forscher bei der Erörterung des Karyotinabbaues während der Telophase noch zurück, denn für das Verständnis der später erfolgenden Anastomosierung der Tochterchromosomen dürfte sie vielleicht nicht ganz belanglos sein. Nach Strasburger[2] „drängen sich die Chromosomen, an den Polen angelangt, zusammen und ziehen zugleich ihre Enden ein. Dabei kommen sie an vielen Stellen in gegenseitige Berührung".

Lundegårth[3] glaubt der Auffassung Grégoires nicht völlig beitreten zu dürfen, da er jedoch keinen Gegenbeweis erbringen kann, ist es ihm natürlich unmöglich, prinzipielle Einwendungen zu machen. Er äußert sich über diesen Punkt folgendermaßen: „Wieweit sich die Chromosomen in der polaren Anhäufung nähern, dürfte je nach den hierbei in Betracht kommenden Verhältnissen wechseln, und dadurch kann nicht prinzipiell eine teilweise Verklebung derselben geleugnet werden." — „Da es aber nicht immer oder vielleicht nicht als Regel zu einer Berührung oder partiellen Verschmelzung der Chromosomen kommt, kann ich Grégoires Auffassung über dieses „tassement polaire" nicht völlig beitreten." — „Grégoires tassement polaire bei Allium hängt nach meiner Erfahrung vorwiegend mit einer nicht ganz vorteilhaften Fixierung zusammen." Diese Einwendung Lundegårths dürfte jedoch nicht völlige Geltung besitzen, da bei den von mir bearbeiteten Objekten Grégoires Befunde eine Bestätigung fanden, und meine Beobachtungen an verschiedenartig gehärtetem Material gemacht wurden.

---

[1] Grégoire et Wygaert, La reconstitution du noyeau et la formation des chromosomes dans les cinèses somatiques. „La Cellule", T. XXI, 1. fasc., 1903, S. 35 ff.

[2] Strasburger, Typische und allotypische Kernteilung, 1906, S. 34.

[3] Lundegårdh, Chromosomen, Nucleolen u. d. . . . Beitr. z. Biolog. d. Pflanzen, Bd. 11, 1912, S. 448/449. Das Karyotin im Ruhekern u. . . . Arch. f. Zellforschung, Bd. 9, Heft 2, S. 301.

Küster[1]) äußert sich über diesen Punkt nicht näher; er gibt lediglich an, daß sich die Chromosomen einander nähern, sobald sie an den Spindelpolen angelangt sind.

Wie sich aus all' den Literatur-Mitteilungen ersehen läßt, scheint man jetzt fast allgemein der auch meinen eigenen Beobachtungen entsprechenden Ansicht zuzustimmen, daß sich in den polaren Anhäufungen die Chromosomen ziemlich nahe aneinander lagern, ohne aber in eine völlige gegenseitige Berührung zu treten. Meistens konnten nur stellenweise Vereinigungen festgestellt werden. Vor allem dürften sich jedoch diese Befunde in erster Linie auf Objekte beziehen, bei denen die Chromosomen eine bandartige Ausbildung erfahren. Bei Pflanzen mit besonders kurzen Chromosomen, wie sie z. B. bei Nymphaea und Nuphar vorzufinden sind, dürfte diese Auffassung nicht ausnahmslos Geltung besitzen. Jedoch ließ es sich ja bei den letztgenannten Objekten nicht immer mit Bestimmtheit feststellen, ob nicht etwa doch ein teilweises Verkleben der Tochterchromosomen stattfindet. Daß sich diese Frage mitunter nicht mit Genauigkeit beantworten läßt, dürfte häufig auf der zum Teil auflösenden Wirkung der Fixierungsflüssigkeiten beruhen. Hingegen steht es nach den Beobachtungen aller genannten Forscher fest, daß sich während des polaren Zusammenlagerns der Telophasenchromosomen eine Wandung um diese Körper ausbildet, über deren Entstehungsweise man sich jedoch auch jetzt noch nicht hat einigen können. Ich muß zugeben, daß es sicher sehr schwer ist und auch mir nicht gelang, einen genauen Einblick in diese Verhältnisse zu gewinnen. Allerdings machte es mir nach eingehenden Untersuchungen den Eindruck, als ob die anfangs besonders zarte Tochterkernwandung als Produkt einer früh beginnenden Karyotinablagerung innerhalb der polaren Anhäufung aufzufassen sein könnte. Meine Beobachtungen reichen jedoch nicht aus, um ein bestimmtes Urteil fällen zu können.

Gegenstand besonders lebhafter Erörterungen ist auch heutigen Tages noch die Frage, ob während der Telophase ein continuierliches oder discontinuierliches Spirem gebildet wird. Dieselbe Frage gab bereits während des Prophasestadiums Anlaß zu lebhaften Auseinandersetzungen, sodaß ich sie an dieser Stelle nur kurz behandeln zu brauchen glaube.

Zu Beginn der cytologischen Forschung sprachen sich fast alle Untersucher für das Vorhandensein eines continuierlichen Kernfadens in den Tochterkernen aus. Für diese Annahme treten botanischerseits u. a. ein: Strasburger, der jedoch in seinen späteren Arbeiten seine ursprüngliche Auffassung nicht mehr aufrecht erhalten konnte,

---

[1]) Küster, Handwörterbuch der Naturwissenschaften, Bd. 10, 1914, S. 782.

Heuser, Guignard, Mottier, Hof, Zimmermann, Nemec u. a. m. Rosen kann die Annahme eines continuierlichen Spirems schon nicht mehr ausnahmslos gelten lassen. Demgegenüber verteidigen in der neueren Literatur Forscher wie van Wisselingh, Strasburger, — wie schon erwähnt —, Grégoire und seine Schüler und in allerneuester Zeit Lundegårdh mit Bestimmtheit die Bildung eines discontinuierlichen Tochterspirems und somit die Selbständigkeit der Telophasechromosomen.

Der Ansicht der letztgenannten Forscher entsprechen auch meine eigenen Befunde. Obwohl es mir hin und wieder nicht gelang, die Chromosomen getrennt innerhalb der Kernwandung liegen zu sehen, mußte ich doch schließlich nach allen meinen Beobachtungen zu dem allgemeinen Schluß kommen, daß kein continuierlicher Kernfaden während der Telophase gebildet wird, sondern daß die Chromosomen vielmehr ihre Selbständigkeit behalten. Gewisse Zweifel hinsichtlich dieser Auffassung stiegen mir anfangs nur bei den Untersuchungen von Alisma und Sagittaria, Objekten mit besonders langen Chromosomen, auf, doch auch hier gelang es mir bald Gewißheit zu erlangen. Häufig können nämlich Verklebungen oder stärkere Anastomosen zwischen den dicht gedrängt liegenden, stark durcheinander und mitunter sogar umeinander gewundenen Chromosomen ein Verschmelzen der Chromosomenden vortäuschen; gute Präparate lassen uns jedoch selten im Zweifel darüber, ob natürliche oder künstliche Strukturen vorliegen. Zum großen Teil dürften sicherlich die entgegengesetzten Angaben, vor allem in der älteren Literatur, die eine Continuität des Kernfadens betonen, auf eine mangelhafte Methodik und eine nicht ganz einwandfreie Wirkung der angewandten Fixierungsflüssigkeiten zurückzuführen sein.

Hin und wieder können natürlich auch zufällige Verbindungen einzelner Chromosomenenden miteinander eintreten, da ja die Strukturumlagerungen während der Telophase auf eine gleichmäßige Verteilung des Karyotins im Kern hinwirken. Einen besonderen Wert besitzen demnach derartige Endverbindungen der Tochterchromosomen keineswegs, während Endverklebungen, wie sie von älteren Forschern angegeben werden, einem besonderen Zwecke dienen müßten. Jedenfalls dürften meine eigenen Beobachtungen der Annahme einer Endverschmelzung der Telophasenchromosomen zwecks Bildung eines continuierlichen Kernfadens in den allermeisten Fällen direkt widersprechen. Für den Nachweis eines discontuierlichen Tochterkernspirems erwiesen sich Nymphaea und Nuphar als besonders günstige Objekte.

Über die weiteren Strukturumlagerungen während der Telophase läßt sich im allgemeinen sagen, daß sie große Ähnlichkeit mit den

Verhältnissen zeigen, auf die wir bei der Prophase bereits näher eingegangen waren.

Natürlich verlaufen sie während der Telophase in umgekehrter Folge als wie während der Prophase. In eingehender Weise wurde während des Prophasestadiums festgestellt, daß sich die Chromosomen als selbständige Gebilde aus dem Kerngerüst herausdifferenzierten; ebenso läßt es sich beobachten, daß sie während der Tochterkernbildung gesondert ihr Karyotin zum Aufbau des Kerngerüstes ablagern.

In den speziellen Betrachtungen wies ich bereits darauf hin, daß in den polaren Anhäufungen zumeist die Chromosomen an einzelnen Stellen miteinander verklebt erschienen. Durch eine Expansion der sich auflockernden Chromosomen dürften an diesen Stellen wohl Anastomosen gebildet werden. Dadurch verlieren die Chromosomen schon frühzeitig ihre bis dahin glatte Oberfläche. Im Inneren der Tochterchromosomen treten anfangs recht klein erscheinende Vacuolen auf, durch deren langsame Vergrößerung die allmählich sich steigernde Alveolisation der Chromosomen bedingt werden dürfte. Durch eine weitgehende innere Alveolisation und natürlich daneben auch durch Bildung äußerer pseudopodienartiger Fortsätze und verschiedenartiger Karyotinablagerungen tritt nach und nach ein Zustand ein, in dem das sich bildende Kerngerüst mehr und mehr das Aussehen des Ruhestadiums annimmt. Aus dem bisher Gesagten geht deutlich hervor, daß das Kerngerüst durch eine innere Auflockerung und eine äußere Ablagerung der in den Chromosomen vereinten Karyotinsubstanz gebildet wird. Bei besonders großer Teilungsgeschwindigkeit kann es hin und wieder vorkommen, daß die Tochterchromosomen nicht völlig als morphologische Gebilde verschwinden, sondern größere Stücke erhalten bleiben, die bei der nun folgenden Prophase der Karyotinanlagerung, d. h. der Bildung neuer Chromosomen, besonders vorteilhaft sein können.

Im allgemeinen muß man jedoch als geltend ansehen, daß während der Telophase die in den Chromosomen vereinte Karyotinsubstanz das Bestreben zeigt, sich in den Tochterkernen in möglichst gleichmäßiger Weise zu verteilen. Die wohl als homogen aufgebaute Körper anzusprechenden Chromosomen verschwinden allmählich als morphologische Gebilde, indem sie ihre Substanz an das sich bildende Gerüstwerk des Kernes abliefern. Welche Gesetze für die Erhaltung einzelner Teile der Chromosomen, die man im Ruhekern zumeist als Karyosomen ansprechen muß, gelten, oder ob nur der Zufall die Erhaltung gewisser dichterer Chromosomenreste bewirkt, darüber konnte ich mir leider kein bestimmtes Urteil bilden. Jedenfalls aber konnte ich mit Sicherheit feststellen, daß z. B. die Karyosomen von Ranunculus, Nymphaea und Nuphar wirklich als Chromosomenüberbleibsel aufzufassen (also

primäre Bildungen) sind, während ich sie, wie bereits früher eingehend behandelt, bei Sagittaria vielmehr als sekundäre Gebilde auffassen möchte. In vielen Fällen, oder vielleicht besser gesagt, in allen Fällen wird es erst mit Sicherheit gelingen ein genaues Urteil über die Entstehungsweise der Karyosomen zu fällen, wenn uns unsere Mittel gestatten werden, die Kernteilung mit ihren feinen Umlagerungen an lebendem Material zu verfolgen.

In der Literatur wird fast von allen Forschern die Ähnlichkeit der prophasischen und telophasischen Vorgänge betont.

Nach Strasburger[1]) „spielt sich in den Tochterkernen beim Übergang in den Ruhestand der umgekehrte Vorgang als wie während der Prophase im Mutterkern ab".

In gleichem Sinne äußern sich über diesen Punkt u. a. auch Heuser, Zimmermann, Rosen, Hof, Nemeč, v. Wisselingh. Unter den neueren Forschern hat sich mit den Verhältnissen, die bei der Bildung der Tochterkerne in Betracht kommen, besonders Grégoire[2]) eingehend beschäftigt. Auch er erkennt eine weitgehende Übereinstimmung der prophasischen und telophasischen Strukturumlagerungen an. In ausführlicher Weise schildert Grégoire, wie durch innere Vacuolisation und Alveolisierung der Chromosomen und durch Bildung von äußeren Anastomosen allmählich der Bau des ruhenden Kerngerüstes bedingt wird. Wieweit Prophase und Telophase sich ähneln können, geht auch aus folgender Mitteilung Müllers[3]) hervor. „Die Übereinstimmung zwischen Telophasen und Prophasen geht soweit, daß ich zunächst Zweifel hegte, ob ich es mit einer späteren Telophase oder frühen Prophase zu tun hätte. Schließlich konnte ich bei Berücksichtigung aller Nebenumstände nicht daran zweifeln, daß es sich tatsächlich um eine Telophase handelte." Eine Bestätigung finden all die kurzen Bemerkungen genannter Forscher in einem ausführlichen Berichte Lundegårdhs[4]).

„In der Prophase macht sich ein Bestreben geltend, das gleichmäßig verteilte Karyotin an einer Anzahl Orten innerhalb des Kerns zu lokalisieren, in der Telophase findet das Umgekehrte statt." — „Im allgemeinen scheint die Auflockerung und Auflösung des Karyotins alle Chromosomen und alle Teile derselben in gleicher Weise zu berühren. Die Karyosomen des Ruhekerns machen nicht etwa besonders

[1]) E. Strasburger, Über Kern- und Zellteilung im Pflanzenreich, 1888, S. 33.

[2]) V. Grégoire u. A. Wygaerts, La reconstitution du noyeau et la formation des chromosomes. . . . 1903. La Cellule, t. XXI, I. fasc.

[3]) Cl. Müller, Über karyoteinetische Bilder in den Wurzelspitzen von Yucca. Jahrb f. wiss. Bot., 1910, Bd. 41, S. 108.

[4]) H. Lundegårdh, Das Karyotin im Ruhekern und sein Verhalten. . . . Arch. f. Zellforschung, Bd. 9, H. 2, S. 303 bis 305.

widerstandsfähige Teile der Chromosomen aus. Es leuchtet ein, daß bei wesentlicher Gleichförmigkeit der auflockernden Prozesse, durch zufälliges Zusammenfließen des Karyotins zu etwas größeren und daher dem Abbau länger widerstehenden Ansammlungen oder durch die Lageverhältnisse der Schlingen, indem sie zum Teil bei der Membran, zum Teil innerhalb der Kernhöhle liegen usw., was, da die Auflockerungsprozesse sicher unter Mitwirkung des cytoplasmatischen Stoffwechsels vor sich gehen, zu der Erhaltung einzelner günstig plazierter Teile führen kann, Karyosomen unter Umständen direkt als Überbleibsel der Telophasechromosomen entstehen können. Dies scheint besonders bei Kernen mit kleinen, kurzen Chromosomen der Fall zu sein, was ganz natürlich ist, und mit den von uns entwickelten Vorstellungen gut übereinstimmt. Bei Pflanzen mit langgestreckten Chromosomen entsteht zuerst ein mehr oder weniger gleichförmiges Gerüst, und erst als Folge eines nachträglichen Lokalisationsbestrebens die Karyosomen.“ Lundegårdhs Befunde, auch hinsichtlich der Karyosomenbildung, decken sich im allgemeinen ziemlich genau mit meinen Beobachtungen. Wie ich schon früher betonte, muß ich die Karyosomen, z. B. bei Nymphaea und Nuphar, — Objekten mit besonders kurzen Chromosomen — unbedingt als Reste der Telophasechromosomen ansprechen, während ich z. B. die Karyosomen bei Sagittaria und Butomus — Objekten mit langen bandartigen Chromosomen — erst als durch nachträgliche Karyotinlokalisation aus dem Gerüst des Tochterkerns (also sekundäre Bildung) entstanden annehmen möchte.

In kurzen Worten will ich nun noch die Frage erörtern, ob wohl während der Telophase eine Längsspaltung der Tochterchromosomen stattfindet oder nicht? Meine Beobachtungen hinsichtlich dieses Punktes gestatten mir nicht, von einer Längsspaltung als allgemein tatsächlich vorhanden zu sprechen. Allerdings hatte ich häufig den Eindruck, als ob bei der Auflockerung der Telophasechromosomen eine Paarigkeit in ihrem Aufbau und eine dualistische Anordnung ihrer Teile sich feststellen ließe. Inwieweit derartige Bildungen vielleicht auf eine zufällige, durch Vacuolen und Alveolen verursachte Spaltung zurückgeführt werden könnten, wage ich nicht zu entscheiden.

In der neueren Literatur finden sich immerhin einige Angaben, die sich für eine Längsspaltung der Tochterchromosomen aussprechen. Dabei ist jedoch zu berücksichtigen, daß die wenigen Forscher, die botanischerseits für eine Längsspaltung der Telophasechromosomen eintreten, u. a. Farmer, Hof, Bonnevie und Lundegårdh, ihre Beobachtungen an den nämlichen Objekten — Allium und Vicia — machten.

Wegen der Befunde an zwei Objekten sollte man jedoch nicht

gleich verallgemeinernde Schlüsse ziehen, solange nicht weitere übereinstimmende Beobachtungen an anderen Objekten vorliegen. Infolge der Schwierigkeiten, die durch die Wirkung der Fixagen, sowie durch die Auflockerung und Auflösung der Tochterchromosomen, der Beurteilung dieser Frage entgegenstehen, dürften also diese wenigen Angaben immerhin mit einer gewissen Vorsicht aufzunehmen sein. Lundegårdh[1]) selbst gibt an, daß die Beurteilung dieses Punktes sehr schwierig ist und die Beobachtungen ganzer Schnittserien zur Lösung dieser Frage herangezogen werden müssen. Die negativen Befunde Grégoires und seiner Schüler möchte ich deshalb nicht so wie Lundegårdh ohne weiteres als Täuschungen hinstellen, die ihre Erklärung in der nachteiligen Wirkung der angewendeten Fixage fänden. Obwohl ich meine Untersuchungen an verschiedenartig gehärtetem Material machte, kann ich mich auch nicht für das Vorhandensein einer Längsspalte in den Tochterchromosomen aussprechen. Die Begründung Lundegårdhs, die sich auf die Wirkung einer bestimmten Fixage bezieht, würde also in diesem Falle nicht mehr ihre volle Geltung besitzen können. Nach meinen eigenen Befunden kann ich mich mit Bestimmtheit weder der Auffassung Grégoires noch der Lundegårdhs anschließen. Allerdings möchte ich wenigstens in einigen Punkten noch eher der Ansicht Grégoires beitreten, der die von wenigen Forschern beschriebene Längsspaltung der Telophasechromosomen nur als eine zentrale Aushöhlung und Vacuolisation, wodurch die Auflockerung des Karyotins bewirkt wird, gelten läßt. Doch, wie schon gesagt, eine Entscheidung möchte ich in dieser Frage nicht fällen.

Als letzter Punkt soll am Schlusse dieses Abschnittes noch das Verhalten des Nucleolus bei der Bildung und der Auflösung der Chromosomen geschildert werden.

Über das Verhalten der Nucleolen während der Kernteilung liegen recht zahlreiche, doch zumeist sich sehr widersprechende Angaben vor. In diesem Teil der vorliegenden Arbeit will ich kurz meine eigenen Beobachtungen, die diese Frage betreffen, mitteilen und Angaben über die wichtigste Literatur hinsichtlich dieses Punktes machen.

Scheinbar verlaufen die Verwandlungen der Nucleolen bei allen höheren Pflanzen prinzipiell in übereinstimmender Weise. In allen von mir untersuchten Objekten konnte ich während der Prophase ein allmähliches Abnehmen der Nucleolarsubstanzen beobachten. Die Nucleolen oder ihre Fragmente ließen sich unschwer von den übrigen Kernbestandteilen unterscheiden. Die anfangs meist kuglige bis ellip-

[1]) H. Lundegårdh, Das Karyotin im Ruhekern u. sein Verhalten bei . . . Arch. f. Zellforschung, Bd. 9, H. 2, S. 307.

soide Gestalt der Nucleolen konnte im Verlauf der Prophase ihr Aussehen stark verändern. Z. B. nahm bei Sagittaria der häufig im Ruhezustand schon unregelmäßig geformte Nucleolus zumeist recht sonderbare Gestalten an. Häufig ließen sich in recht verschiedenartiger Weise gelappte Formen feststellen. In den meisten Fällen waren im Innern der Nucleolen ein oder mehrere Vacuolen zu erkennen, durch deren allmähliche Vergrößerung die Nucleolen während der Prophase zumeist in eine Anzahl kleinerer Teile zersprengt werden dürften. Auf diesen Punkt wies ich bei den speziellen Untersuchungen bereits hin. Ein Zerkleinern der Nucleolusmasse bietet vielleicht den Vorteil einer erleichterten Auflösung. Allgemein glaube ich jedoch sagen zu dürfen, daß die anfangs recht kompakt aussehende Masse der kugligen Nucleolen im Verlauf der Prophase eine immer weiter fortschreitende Verkleinerung und daneben wohl auch eine etwas dünnflüssiger werdende Konsistenz zeigte. Beim Verschwinden der Kernwandung ist auch in den meisten Fällen von dem Nucleolus nichts mehr zu sehen. Gewisse Pflanzen machen jedoch eine Ausnahme. Bei den von mir untersuchten Objekten ließ es sich bei Nymphaea und Nuphar deutlich verfolgen, daß während der Prophase nicht die ganze Nucleolarsubstanz aufgelöst wird, sondern daß noch ein Teil bei dem Verschwinden der Kernwandung vorhanden ist. Der oder die erhalten gebliebenen Bruchteile des Nucleolus wandern nun ins Cytoplasma als sogenannte extranucleäre Nucleolen aus und lagern sich zumeist an den Spindelpolen oder zwischen den Spindelfäden. Besonders scheinen mir Objekte, die mit recht bedeutender Nucleolarsubstanz ausgestattet sind, des öfteren im Besitz von extranucleären Nucleolen zu sein.

Da trotz mancher Untersuchungen — ich erinnere besonders an die Arbeiten von E. Zacharias — die chemische Natur der Nucleolen noch nicht genügend bekannt ist, dürften mehr oder weniger alle Angaben betreffend das Verhalten des Nucleolus bei der Kernteilung nur auf Hypothesen beruhen. Aus diesem Grunde werde ich mich darauf beschränken, meine eigenen Beobachtungen mitzuteilen, ohne mich näher für oder gegen eine Beteiligung des Nucleolus während der Kernteilung in bestimmter Richtung auszusprechen. Daneben will ich noch die wichtigsten Literaturangaben und die herrschenden Theorien, die sich mit dem Verhalten des Nucleolus während der Karyokinese beschäftigen, wiedergeben.

Recht widersprechend sind die Angaben, die sich mit dem Verhalten der Nucleolen während der Kernteilung beschäftigen. Nicht selten sollen nach den Feststellungen vieler Forscher die Nucleolen mit den Chromosomen direkt morphologisch verbunden sein. Einen vielleicht allzu großen Wert haben andere Forscher dem Umstande

beigelegt, daß die Nucleolarsubstanz abnimmt, während die Chromosomen an Masse zunehmen. Tatsächlich liegen die Verhältnisse so, wie oben bemerkt; inwieweit sich daraus aber morphogenetische Beziehungen zwischen Nucleolen und Chromosomen herleiten lassen können, bleibt doch zweifelhaft. Übereinstimmende Färbungsverhältnisse sollten jedoch nicht als absolute Beweise angesehen werden. In vielen Fällen scheinen die benachteiligenden Wirkungen der Fixagen nicht in genügender Weise berücksichtigt worden zu sein. Häufig können künstliche Verklebungen als scheinbare Fadenverbindungen zwischen Nucleolen und Chromosomen gedeutet worden sein. Vergleichende Untersuchungen an verschiedenartig gehärtetem Material lassen zumeist die nach verschiedenen Richtungen hin alterierenden Wirkungen mancher Härtungsmittel erkennen, und führen zur Bestimmung gewisser Fehlergrenzen.

Zur Zeit muß man in der Literatur drei Theorien als herrschend bezeichnen, die der Nucleolarsubstanz verschiedene Bedeutung während der Kernteilung beimessen.

1. Die Transportationstheorie.

Sie beruht auf der Annahme, daß die Substanz der Nucleolen zu Beginn der Teilung auf die sich bildenden Chromosomen übertragen und bei der Rekonstruktion der Tochterkerne den sich abbauenden Chromosomen wieder entnommen wird.

2. Strasburgers Reservestofftheorie.

Nach dieser Theorie bildet die Nucleolarsubstanz einen Reservestoff, aus dem das Kinoplasma nach Bedarf entnimmt und dadurch seine Tätigkeit erhöht.

3. Häckers Kernsekrettheorie.

Die Nucleolarsubstanz wird nicht als Nähr- oder Reservestoff aufgefaßt, sondern als ein Abspaltungs- oder Zwischenprodukt des Stoffwechsels, welches während der vegetativen Tätigkeit der Zelle und des Kerns in oder an den chromatischen Balken und Fäden zur Abscheidung gelangt und noch während der Kernruhe oder im Beginn der Mitose als eine Art Sekret aus dem Kernraum entfernt wird, und zwar entweder in gelöster oder auch in ungelöster Form.

Im Anschluß hieran möchte ich meine eigenen durch vergleichende Untersuchungen an verschiedenartig fixiertem Material gemachten allgemeinen Befunde auseinandersetzen. In den einleitenden Worten hatte ich bereits einiges darüber mitgeteilt. Bei beginnender Prophase ließ sich die Nucleolarsubstanz zumeist — über einige spezielle Ausnahmefälle habe ich bereits berichtet — als in rundlichen, besser gesagt kugligen Tröpfchen vereint beobachten. Amöboïde Formveränderungen konnte ich häufig in frühen Stadien an lebendem, wie auch an fixiertem Material feststellen. Verklebungen und ander-

weitige Verbindungen der Nucleolen mit Karyotinelementen konnte ich nie beobachten, außer in besonders schlecht gehärtetem Material, wo ich sie bestimmt als Kunstprodukte ansprechen zu müssen glaube. Die pseudopodienartigen Fortsätze der Prophasenucleolen erschienen nie als dünne zarte Fäden, sondern zeigten stets eine breite stumpfe Gestalt. Selbst innerhalb des Spirems schien mir nie eine direkte Verbindung zwischen dem Nucleolus und den einzelnen Schlingen zu bestehen, sodaß ich mich der Annahme einer unmittelbaren morphogenetischen Beziehung zwischen Nucleolus und Chromosomen gegenüber ziemlich ablehnend verhalten muß. Inwieweit Formveränderungen des Nucleolus oder sein Zerfall, oder gänzliches Verschwinden auf eine eventuelle stoffliche Beziehung zwischen seiner Substanz und dem Kernsaft hindeuten können, wage ich nicht ohne weiteres zu entscheiden. Jedenfalls könnte der Auflösungsvorgang bei verschiedenen Objekten von verschiedener Dauer sein, die sich mit der Masse der vorhandenen Nucleolarsubstanz in Beziehung bringen lassen kann. Häufig konnte ich im Innern des Nucleolus eine oder mehrere Vacuolen erkennen, die während der Prophase eine Raumvergrößerung beobachten lassen, und die in vielen Fällen zu einer Sprengung des Nucleolus in einzelne Teile führen konnte. Spezielle Befunde darüber habe ich schon früher mitgeteilt; und auch bereits darauf habe ich hingedeutet, daß ein Zerfall des Nucleolus in kleinere Massen einer Auflösung günstig sein dürfte. Allgemein nimmt die Nucleolarsubstanz während der Prophase an Masse ab. In den meisten Fällen dürfte zur Zeit der Membranauflösung bereits der Nucleolus gänzlich gelöst sein, in gewissen Fällen konnte ich jedoch Fragmente des Nucleolus als extranucleäre Nucleolen auch noch während der Meta- und Anaphase beobachten. Ich verweise auf meine Beobachtungen bei Nymphaea und Nuphar. Während der Telophase wird die Nucleolarsubstanz von neuem gebildet. Zwischen dem Spirem lassen sich frühzeitig kleine rundliche Massen, die sich miteinander zu größeren kugligen Tröpfchen vereinigen, erkennen. Ein weiteres Verschmelzen dieser Gebilde bei fortschreitender Tochterkernbildung führt häufig zur Bildung gelappter Körper, die auch Amöboïdengestalten annehmen können. Kleinere Vacuolen im Inneren dieser Gebilde konnte ich des öfteren beobachten. Bei weiterer Ausbildung des Karyotingerüstes nehmen die so entstandenen Nucleolarsubstanzen allmählich wohlumschriebenere Formen von kompakterem Aussehen an. In den meisten Fällen gehen sie nach und nach in kuglige bis ellipsoïde Gestalten über; es ließen sich jedoch auch gewisse Ausnahmefälle, wie z. B. bei Sagittaria, feststellen. Objekte, die sich durch das Vorhandensein extranuclearer Nucleolen auszeichneten, nehmen diese innerhalb der polaren Anhäufung der Chromosomen auf, ehe eine zarte Kern-

wandung die jungen Tochterkerne umschließt. Allgemein läßt sich während der Telophase eine bedeutende Massenzunahme der Nucleolarsubstanz innerhalb des sich ausbildenden Kerngerüstes beobachten. In späterem Telophasestadium erscheint der Nucleolus immer vom Gerüstwerk dicht umschlossen. Erst kurz vor dem Eintreten in den Ruhezustand bildet sich in vielen Fällen ein kleiner hyaliner Hof um den Nucleolus aus, der während des typischen Ruhezustandes mitunter eine recht erhebliche Ausdehnung aufweisen kann. Vergleichende Beobachtungen an lebendem und fixiertem Material ließen es als zweifellos erscheinen, daß dieser hyaline Hof präformiert war und nicht, wie es häufig in der Literatur geschehen ist, von vornherein als Kunstprodukt angesprochen werden kann. In gewissen Fällen, z. B. bei Sagittaria konnte niemals das Vorhandensein eines hyalinen Hofes um den Nucleolus beobachtet werden, sondern an lebendem und totem Material war er stets von dem Karyotingerüst dicht umschlossen.

Die Verhältnisse während der Prophase scheinen denen der Telophase ganz analog zu sein.

Über das Verhalten der Nucleolen während der Karyokinese finden sich in der Literatur die widersprechendsten Angaben.

Heuser[1]) beobachtete, „daß die Nucleolen in dem Maße, wie die Kernsubstanz zugenommen hat, unscheinbarer geworden sind. Sie stehen mit den Fäden in Verbindung, indem sie durch schnabelartige Fortsätze in dieselben überfließen."

Strasburger[2]) stellte fest, ohne jedoch für eine direkte Aufnahme der Nucleolarsubstanz in die Kernfäden einzutreten, daß Teile der Nucleolen den Kernfäden anhafteten.

Zacharias[3]) stellte bereits Beobachtungen hinsichtlich des Nucleolus an lebendem Material an. „Der Nucleolus im lebenden Kern erscheint nicht homogen, er enthält vielmehr Vacuolen in verschiedener Anzahl und Größe. Naht die Kernteilung heran, so verliert der Nucleolus an Deutlichkeit, er erfährt langsame Gestaltsveränderungen, die schließlich einen amöboiden Charakter annehmen. Der Nucleolus, immer mehr an Deutlichkeit einbüßend, wird verzerrt; schließlich vermag man ihn gar nicht mehr zu erkennen. Als allgemeines Resultat ergibt sich, daß die Nucleolen im Beginne der Kernteilung im Innern des Kerns verschwinden, um später in den Tochterkernen wieder zu erscheinen. Zu bestimmten Schlüssen in betreff des Schicksals der Nucleolarsubstanz nach dem Schwinden des Nucleolus,

---

[1]) Heuser, Beobachtungen über Zellkernteilung. Bot. Zentralblatt, 1884, Bd. XVII, S. 58.

[2]) E. Strasburger, Die Kontroversen der indirekten Zellteilung. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 21, 1884, S. 23.

[3]) E. Zacharias, Über den Nucleolus. Bot. Ztg., 1885, S. 279—282.

insbesondere ihrer Beziehungen zu den Kernplattenelementen und Spindelfasern, berechtigen die beobachteten Tatsachen nicht." Eingehend beschäftigte sich F. Went[1]) mit dem Verhalten des Nucleolus während der Kernteilung. Er glaubt „den Schluß ziehen zu dürfen, daß in vielen Fällen wenigstens der Nucleolus beim Anfang der Kernteilung im Kernfaden aufgenommen wird." — „Es ist mir nicht gelungen zu sehen, woraus sich die Kernkörperchen nach der Teilung wieder bilden." — „Am wahrscheinlichsten ist es wohl, daß, wo der Nucleolus vor der Teilung im Kernfaden aufgenommen wird, er sich nach der Teilung auch wieder daraus bildet." Bereits im Jahre 1888 spricht sich Strasburger[2]) gegen die auch zunächst von ihm vertretene Annahme aus, „daß die Nucleolen an der Ernährung der Kernfäden beteiligt sind, denn er glaubt genügend nachgewiesen zu haben, daß die Nucleolarsubstanz bei der Membranbildung eine große Rolle spielt."

Rosen[3]) beobachtete, daß während der Bildung und Umlagerung der Kernfäden die Eunucleolen lange Zeit unverändert bleiben, und erst gegen Ende des Spiremstadiums sieht er die roten Körperchen kleiner werden, wobei sie oft eckige Gestalt annehmen oder sogar zerteilt werden. Die Eunucleolen Rosens sind die typischen Nucleolen nach der gewöhnlichen Bezeichnungsweise. Im Innern der homogenen Substanz des Nucleolus konnte er häufig vacuolenartige Hohlräume feststellen. Zimmermanns[4]) Befunde, der seinen anfangs aufgestellten Satz: „omnis nucleolus e nucleolo", nicht lange aufrecht erhalten konnte, sprechen sehr dafür, „daß Zerfallsprodukte des Nucleolus direkt von den Chromosomen aufgenommen werden; außerdem wäre es nun aber auch sehr wohl möglich, daß gelöste Nucleolarsubstanz von dem Kernfaden aufgenommen wird." Dagegen glaubt der genannte Forscher nicht an Beziehungen des Nucleolus zur achromatischen Kernfigur, zu den Centrosomen oder zur Membranbildung.

Nach Rosens[5]) Ansicht bleibt die Entscheidung der Frage, „ob Nucleolarsubstanz an dem Aufbau des Kernfadens beteiligt ist, der mikrochemischen Untersuchung vorbehalten." — „Die Möglichkeit liegt

---

[1]) F. C. Went, Beobachtungen über Kern- und Zellteilung. Bericht d. d. bot. Gesellschaft, Bd. V, 1887, S. 251.

[2]) Strasburger, Über Kern- und Zellteilung. Jena 1888, S. 140 u. 185 u. f. Zellbildung und Zellteilung. Jena 1880, S. 323.

[3]) F. Rosen, Beiträge zur Kenntnis der Pflanzenzellen. I. Beitr. z. Biolog. d. Pflanzen, Bd. V, 1892, S. 449/450.

[4]) Zimmermann, Die Morpholog. u. Phys. des pflanzl. Zellkerns, 1896, S. 68/69.

[5]) F. Rosen, Beitr. zur Kenntnis der Pflanzenzellen. III. Beitr. z. Biologie d. Pflanzen, Bd. VII, S. 274.

vor, wenn auch von einem solchen Prozeß mit dem Mikroskop direkt nichts zu sehen ist, daß von der Substanz des Nucleolus ein Teil in die Fadensegmente gelangen könnte.“ D. M. Mottier[1]) äußert sich folgendermaßen: „Das Kernkörperchen schließt gewöhnlich ein oder mehrere Vacuolen von wechselnder Größe ein. Oft bevor die Kernwandung verschwunden ist, treten Desorganisationserscheinungen ein, bei welchen das Kernkörperchen in mehrere Körper von verschiedener Größe zerlegt wird. Über das nähere Verhältnis der Kernkörperchensubstanz zu dem Kinoplasma oder zu den Chromosomen möchte ich mich hier nicht äußern, meine Ansicht geht aber dahin, daß in den Kernkörperchen ein Kraftvorrat gegeben ist, welcher der Zelle nach Bedarf zur Verfügung steht.“ Hof[2]) konnte „Schritt für Schritt verfolgen, wie mit der fortschreitenden Ausbildung der Spindelfasern die Nucleolarsubstanz abnimmt, derart, daß nach völliger Ausbildung der Spindel der Nucleolus gänzlich geschwunden ist.“ — „Die sich schon sehr früh im Innern der neugebildeten Kerne sammelnde Nucleolarsubstanz ist meist an derjenigen Seite des Kerns eingelagert, an welcher vorher die Verbindungsfäden angesetzt hatten.“

Nach van Wisselingh[3]) „zeigen die Kernkörperchen keine Struktur. Die Vorstellung, daß sie sich an der Bildung der Kernfäden beteiligen, ist unrichtig. Wenn die Kernwand sich löst, verschwinden die Kernkörperchen. In den Tochterkernen werden sie wieder gebildet.“

In eingehender Weise kommt Strasburger[4]) noch einmal auf die Nucleolusfrage im Jahre 1900 zu sprechen, wobei er unter anderem folgendes ausführte: „Auch die neue Ausdehnung meiner cytologischen Untersuchungen konnte nur die Vorstellung bestärken, die ich mir von den Beziehungen der Nucleolarsubstanz zum Kinoplasma bei den höheren Pflanzen gebildet hatte. Zunächst stützte ich meine Annahme auf ein indirektes Beweismaterial, den Schwund der Nucleolen zur Zeit der Spindelanlage. Im Pflanzenreiche ist diese Erscheinung aber so allgemein, daß ich sie nicht als einen bloßen Zufall gelten lassen konnte. Meine Beobachtungen sprechen auch jetzt noch dafür, daß das Kinoplasma durch Aufnahme von Nucleolarsubstanz aktiviert wird und daß sein Mengenverhältnis im Cytoplasma und im Zellkern wächst oder sinkt, je nachdem die Nucleolen sich lösen oder in fester

[1]) D. M. Mottier, Beitr. zur Kenntnis der Kernteil. in ... Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 30, 1897, S. 196 u. 197.

[2]) A. C. Hof, Histolog. Studien an Vegetationspunkten. Bot. Zentralblatt, 1898, Bd. 75, S. 170 u. 221.

[3]) C. v. Wisselingh, Über das Kerngerüst. Bot. Ztg. 1899, S. 175.

[4]) E. Strasburger, Über Reduktionsteilung, Spindelbildung, Centrosomen. Jena 1900, S. 124/125.

Form wieder auftauchen. Dem Schwund der Nucleolen in den Kernen folgt der Höhepunkt der Ausbildung der Spindelfasern und Verbindungsfäden; das Wiederauftreten der Nucleolen in den Kernen beginnt andererseits, wenn die Spindelfasern ihre Aufgabe vollendet haben und die Verbindungsfäden sich zurückzubilden beginnen."

Recht eigentümliche Beobachtungen hinsichtlich der Nucleolusfrage machte Wager[1]). Er ist der Ansicht, daß in seinem mit sehr großem Nucleolus ausgestatteten Objekt die Chromosomen in den Telophasen sich zu einer mehr oder weniger unregelmäßigen Masse dicker Fäden vereinigen, aus welchen der Nucleolus und das nucleare Netzwerk gebildet werden, wobei der größte Teil des Chromatins in den Nucleolus übergeht.

Mano[2]) konnte an demselben Objekt Wagers Befunde nicht bestätigen, sondern kommt vielmehr meist zu entgegengesetzten Ergebnissen. Zwischen den in mannigfacher Weise anastomosierenden Telophasechromosomen tauchen Nucleolen auf, die sich zunächst nur schwach färben lassen, deren Tinktionsfähigkeit aber allmählich wächst. Sie verschmelzen weiterhin zu einem einzigen Nucleolus, der an Größe zunimmt und sich mit einer Vacuole umgibt, welche das aus den Chromosomen hervorgegangene Netzwerk gegen die Kernwandung hin verdrängt. Über die Frage, ob etwa die chromatische Substanz die Chromosomen verläßt, um an der Bildung des Nucleolus teilzunehmen, will Mano keine Entscheidung fällen.

Einen gewissen Abbruch erleidet Strasburgers[3]) Auffassung, daß die Nucleolarsubstanz zur Bildung der Spindelfasern verwendet wird, in seiner Arbeit über „Typische und allotypische Kernteilung". „In früheren Publikationen (vergleiche besonders: Über Reduktionsteilung, Spindelbildung usw. 1900, S. 125) suchte ich es wahrscheinlich zu machen, daß die Nucleolarsubstanz als Material für Spindelbildung Verwendung findet. Eine Beziehung der Nucleolen zu der Spindel anzunehmen, lag von Anfang an nahe, da man die Nucleolen in auffälliger Weise schwinden sah, während die Spindelfasern auftraten, Spindelfasern und Verbindungsfäden aber Substanzmengen für ihre Bildung verlangten, für welche eine andere nachweisbare Quelle nicht vorhanden war. Die Vorstellung eines Zusammenhanges der Vorgänge erscheint mir daher auch heute noch berechtigt, wobei freilich

---

[1]) H. Wager, The Nucleoles and Nucleolar Division in the Root-Apex of Phaseolus. Ann. of Bot., Bd. 18, 1904, S. 29.

[2]) Th. Martins Mano, Nucléoles et Chromosomes dans le méristème radiculaire de Solanum tuberosum et Phaseolus vulgaris. „La Cellule", Bd. 22, 1904, S. 65 u. 66.

[3]) E. Strasburger, Typische u. allotypische Kernteilung. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 42, 1900, S. 33/34.

gleichzeitig angenommen werden muß, daß die Nucleolarsubstanz bei dieser Verwendung weit stärkere Veränderung als innerhalb der Chromosomen erfahren müsse, da die Färbbarkeit der Spindelfasern eine schwache ist."

Miyake[1]) glaubt nach seinen Untersuchungen sagen zu können, daß ein Teil der Nucleolarsubstanz für die Spindelbildung verbraucht wird, wenn es ihm auch nicht unwahrscheinlich erscheint, daß ein Teil derselben Substanz zur Ernährung der Chromosomen dient.

In eingehender Weise behandelt Lundegårdh[2]) die Nucleolusfrage. Nach seiner Ansicht ist unter den vielen Hypothesen über die Bedeutung der Nucleolarsubstanz die Kernsekrettheorie Häckers die wahrscheinlichste. „Die Bedeutung der amöboïden Formveränderungen des Nucleolus in der Prophase scheint mir ziemlich klar zu sein." — „Sie deuten auf erhöhte stoffliche Beziehungen zwischen dem Nucleolus und dem Kernsaft hin, und das Undeutlichwerden und der später eintretende Zerfall des Nucleolus spricht unzweifelhaft für die Behauptung, daß die erhöhten Beziehungen auf ein Auflösen der Nucleolarsubstanz hinarbeiten."

„Der Auflösungsvorgang kann längere oder kürzere Zeit dauern, je nach der Größe der Nucleolen und sonst herrschenden Bedingungen. In gewissen Fällen dürfte also die Auflösung schon zur Zeit der Membranauflösung beendet sein." — „Ich selbst kann keine näheren stofflichen Beziehungen zwischen Nucleolus und Chromosomen bei dem Wachstum der letzteren annehmen. Allem Anschein nach ist der Besitz von Nucleolarsubstanz für den Kern nicht besonders vorteilhaft, sonst würde sie wohl nicht bei jeder Kernteilung entfernt." — „In der Telophase liegen die neu entstandenen Nucleolen immer wie kleine Kugeln völlig frei in der Kernhöhle, und die Vermehrung der Nucleolarsubstanz gleichzeitig mit der Auflösung der Chromosomen ist nur ein sehr schwaches Argument dafür, daß die Nucleolen durch Abgabe der Substanz aus den Chromosomen entstünden." — „Im allgemeinen scheinen zuerst mehrere Nucleolen in den Tochterkernen aufzutauchen, um dann zum Teil zu verschmelzen."

Die Ansicht Lundegårdhs, daß der Besitz der Nucleolarsubstanz für den Kern nicht besonders vorteilhaft zu sein scheine, möchte ich nicht gern teilen, umsomehr als er seine Behauptung mit einer ganz unannehmbaren Begründung zu beweisen glaubt. Mit demselben Rechte müßte man dann auch die Kernmembran u. a. m. als wenig vorteilhaft für den Kern ansprechen.

---

[1]) K. Miyake, Über Reduktionsbildung in den Pollenmutterzellen einiger Monokotylen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 42, 1906, S. 101.

[2]) Lundegårdh, Chromosomen, Nucleolen und die Veränderung im Protoplasma. ... Beitr. zur Biolog. d. Pflanzen, Bd. 11, 1912, S. 458—460.

Nicht immer ist, wie ich schon ausführte, beim Verschwinden der Kernwandung in der Prophase auch die Nucleolarsubstanz völlig geschwunden. Fragmente des Nucleolus können noch vorhanden sein und als extranucleare Nucleolen in's Cytoplasma auswandern. Zumeist lagern sich dieselben dann in der Nähe des Spindelpoles oder zwischen den Spindelfasern. Ehe in der Telophase eine neue Kernwandung gebildet wird, wandern sie aus dem Cytoplasma in den Tochterkern zurück.

Das Auftreten extranuclearer Nucleolen ist eine feststehende Tatsache, die durch viele Literaturangaben gedeckt wird. Nur darüber herrscht noch keine Einigkeit, ob die ins Cytoplasma gelangende Nucleolarsubstanz weiter gelöst wird, oder ungelöst aus dem Cytoplasma in die Tochterkerne zurückwandert.

Ein häufigeres Auftreten extranuclearer Nucleolen, als allgemein angenommen wurde, konnte Zimmermann[1]) beobachten. Dieser Forscher trat für eine hohe Selbständigkeit der ausgetretenen Nucleolen ein, die als Fragmente des ursprünglichen Kernkörperchens aus dem Cytoplasma wieder in die Telophasekerne gelangen. Extranucleare Nucleolen stellten noch viele andre Forscher fest, wie z. B. Strasburger, Karsten, Rosen, Mottier, Farmer, Mano, Miyake, Lundegårdh u. a. m. Auf all diese Angaben möchte ich hier nicht näher eingehen, da sie in übereinstimmender Weise das Auftreten von Nucleolenresten im Cytoplasma behandeln.

Wir haben gesehen, daß sich fast alle Forscher für ein allmähliches Verschwinden der Nucleolen bei der Kernteilung ausgesprochen haben. Freilich sind die Angaben über den Zeitpunkt des völligen Verschwindens verschieden. Einige Forscher nehmen eine kürzere, andere hingegen eine längere Erhaltung der Nucleolarsubstanz an, die schließlich in Fragmenten im Cytoplasma auftreten kann. Die Nucleolenfragmente können nach Ansicht der einen im Cytoplasma gelöst werden, andere sind hingegen der Meinung, daß die extranuclearen Nucleolen völlig bis zur Bildung der Tochterkerne erhalten bleiben. Jedenfalls fehlt es keineswegs an Ansichten über die Bedeutung der Nucleolen während der Kernteilung. Eigentliche Tatsachen sind nur wenige ermittelt. Deshalb scheinen mir all' die aufgestellten Theorien recht unsicher zu sein. Solange es nicht gelingt, exakte mikrochemische Untersuchungen betreffs der Nucleolarsubstanz anzustellen, halte ich alle Vermutungen hinsichtlich der Verwertung der Nucleolarsubstanz für so schlecht begründet, daß es mir nicht vorteilhaft erscheint, ein Für oder Wider in diesem Punkte zu fällen.

---

[1]) Zimmermann, Über das Verhalten der Nucleolen während der Kernteilung. Beitr. zur Morphol. u. Physiol. d. Pflanzenzelle, Bd. 2, Heft 1, 1893, S. 30. Die Morphol. u. Physiol. d. pflanzl. Zellkerns. Jena 1896, S. 67.

Am Schlusse möchte ich noch auf eine Arbeit verweisen, die sich im besonderen mit der Nucleolusfrage[1]) beschäftigt. Der Verfasser, P. Georgevitsch, betrachtet es als seine Hauptaufgabe, die Kontinuität der einzelnen Nucleolengenerationen zu erbringen. Er beobachtete, daß während der Prophase der Nucleolus eine unregelmäßige amöboïde Gestalt annahm und schließlich ein oder mehrere Chromosomen bildete. (Allium z. B. 1, Lupinus 3.)

„Wir können wohl annehmen, daß der regenerierende Nucleolus in den vegetativen Zellen von Lupinus in der Telophase durch Vereinigung mehrerer Chromosomen zu einer Masse entstanden ist. Wenn wir nun weiter bedenken, daß in der Prophase aus dem Nucleolus drei Chromosomen entstanden sind, während in der Telophase der regenerierende Nucleolus durch Vereinigung von drei chromatischen Massen gebildet wird, so kann man daraus ersehen, daß diese Massen nur die Chromosomen des Tochterkernes sein können." — „Nach dieser Auffassung ist die Continuität zwischen alten und neuen Nucleolen wohl gesichert." — „Bei Allium wird in der Prophase aus dem Nucleolus ein Chromosom gebildet und in der nächsten Telophase regeneriert der Nucleolus aus der Masse eines bestimmten Chromosoms." Es genügt wohl ein Verweis auf diese Ausführung, um zu zeigen, wie eigentümlich und willkürlich Behauptung und Beweis erscheinen.

Nach den Ergebnissen dieser Arbeit erübrigt es sich für mich fast, auf die Frage einzugehen, die ich in den einleitenden Worten berührte, und die bei der Wahl des bearbeiteten Materials ausschlaggebend war: ob sich auf Grund der gemachten Befunde solche verwandtschaftliche Beziehungen zwischen den meristematischen Kernen und ihren Karyokinesen feststellen lassen, die einen Anschluß der Helobiae an die Polycarpicae befürworten könnten.

Unbestreitbar geht aus meinen Mitteilungen hervor, daß hinsichtlich der Kerne und Kernteilungen der untersuchten Objekte große Ähnlichkeiten nachzuweisen sind, die unter Umständen wohl auf ein verwandtschaftliches Verhältnis der beiden Pflanzengruppen hindeuten könnten. Keineswegs jedoch erscheinen mir die Übereinstimmungen so beträchtlich, daß ein solcher Schluß zwingend oder auch nur sehr naheliegend wäre. Auch auf meinem Gebiet zeigte sich vielmehr, wie wohl überall, daß die sichtbaren und zur Unterscheidung herausfordernden Unterschiede der Kerne und Kernteilungsvorgänge spe-

[1]) P. Georgevitsch, Zur Nucleolusfrage. Beihefte z. bot. Zentralblatt, Bd. 23, I. Abt., 1908, S. 47—51.

zifische oder generische, kaum aber solche noch höherer Verwandtschaftskreise sind. Es hat sich bei den untersuchten Objekten in den karyokinetischen Stadien kein einziger durchgehender und markanter Zug gefunden; die Kerne der untersuchten Pflanzen verhalten sich also in Ähnlichkeiten und Unterschieden nicht anders, als die irgend welcher anderen Blütenpflanzen. Dies geht aus den Vergleichen, die sich oben aus den Befunden Lundegårdhs und anderer Cytologen, die mit anderen Objekten gearbeitet haben, ziehen ließen, zur Evidenz hervor.

So glaube ich demnach, daß ein weiteres Bemühen, durch vergleichende Untersuchungen der meristematischen Kernteilung der Phylogenese gewisser Pflanzengruppen auf die Spur zu kommen, auch keine wertvolleren Ergebnisse zutage fördern wird, zumal es kaum gelingen dürfte, in den Kernen Erworbenes vom Ursprünglichen zu unterscheiden. Nach meinen Befunden könnte ich jedenfalls mit gleichem Recht für einen Anschluß der Monocotyledonen an die Ranales oder auch gegen einen solchen sprechen.

Breslau, Pflanzenphysiologisches Institut, April 1915.

Literatur-Nachweis.

Andrews, T. M., Karyokinesis in Magnolia and Liriodendron Beiheft z. bot. Zentralblatt, Bd. 11, 1902.

Auerbach, L., Über einen sexuellen Gegensatz in der Chromatophilie. Sitzungsbericht d. Akademie d. Wissensch. Berlin, Bd. 35, 1891.

Bonnevie, Kristine, Chromosomenstudien. Arch. f. Zellforschung, Bd. 6, 1911.

Belajeff, W., Zur Kenntnis der Karyokinese bei den Pflanzen. Flora, Bd. 79, 1814.

Farmer, J. B., Über die Kernteilung in Lilium-Antheren. Flora 1895.

Fischer, A., Fixierung, Färbung und Bau des Protoplasmas, Jena 1899.

Flemming, W., Zellsubstanz, Kern- und Zellteilung, Leipzig 1882.

— Neue Beiträge zur Kenntnis der Zelle II. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 37, 1891.

Georgevitsch, P., Zur Nucleolusfrage. Beihefte z. bot. Zentralblatt, Bd. 23, 1908.

Grégoire, V., La structure de l'élément chromosique au repos et en division somatique. . . . La Cellule T. XXIII, 1906.

Grégoire et Wygaerts, La reconstitution du noyeau et la formation des chromosomes. . . . La Cellule T. 21, fasc. I, 1903.

Haecker, V., Praxis und Theorie der Zellen- und Befruchtungslehre, Jena 1899.

Heidenhain, M, Plasma und Zelle, Jena 1907.

Heuser, E., Beobachtungen über Zellkernteilung. Bot. Zentralblatt, Bd. 17, 1884.

Hof, A., Histologische Studien an Vegetationspunkten. Bot. Zentralblatt, Bd. 76, 1898.

Humphrey, J. E., Nucleolen und Chromosomen. Bericht d. d. bot. Gesellschaft, Bd. 12, 1894.

Koernicke, M, Der heutige Stand der pflanzlichen Zellforschung. Bericht d d. bot. Gesellschaft, Bd. 21, 1903.

Küster, Zelle und Zellteilung. Handwörterbuch der Naturwissenschaften. Bd. 10, 1914

Lundegårdh, H., Fixierung, Färbung und Nomenklatur der Kernstrukturen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 80. I, 1912.

— Über Kernteilung bei höheren Organismen nach Untersuchungen am lebenden Material. Jahrb. f. wissenschaftl. Bot., Bd. 51.

— Das Karyotin im Ruhekern und sein Verhalten bei der Bildung und Auflösung der Chromosomen Arch. f. Zellforschung, Bd. 9, Heft 2.

— Chromosomen, Nucleolen und die Veränderungen im Protoplasma bei der Karyokinese. Beitr. z. Biologie d. Pflanzen, Bd. XI, Heft 3, 1912.

Mano, M., Nucléole et chromosomes. La Cellule, T. 22, 1904.

Mez, C., und Lange, L., Sero-diagnostische Untersuchungen über die Verwandtschaften innerhalb der Pflanzengruppe der Ranales. Beitr. zur Biologie d. Pflanzen, Bd. XII, H. 2, 1914.

Miyake, K, Histologische Beiträge zur Vererbungsfrage. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 42, 1906.

Mottier, D. M., Beitr. zur Kenntnis der Kernteilung in der Pflanze. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 30, 1897.

— Über das Verhalten der Kerne bei . . . Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 31, 1898.

Müller, C., Über karyokinetische Bilder in den Wurzelspitzen von Yucca. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 47, 1910.

Nemeč, B., Über die karyokinetische Kernteilung der Wurzelspitze von Allium cepa. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 33, 1899.

— Neue cytologische Untersuchungen. Beitr. f. wiss. Bot. Bd. 4, 1900.

Nitschke, J, Beiträge zur Phylogenie der Monokotylen. Beitr. z. Biologie d. Pflanzen, Bd. XII, Heft 2, 1914.

Overton, J. B., Histologische Beiträge zur Vererbungsfrage. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 42, 1906.

Rosen, F., Beiträge zur Kenntnis der Pflanzenzellen. I. Beiträge zur Biologie der Pflanzen, Bd. V, Heft 3, 1892.

— II. — Bd. VI, Heft 2, 1892.

— III. — Bd. VII, Heft 2, 1895.

Rosenberg, O., Über die Individualität der Chromosomen im Pflanzenreich. Flora Bd. 93. 1904.

— Über den Bau des Ruhekerns. Svenks. bot. Tidskrift, Bd. 3, 1909.

Strasburger, E, Zellbildung und Zellteilung. Jena 1880.

— Über den Teilungsvorgang der Zellkerne. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 21, 1882.

— Über Kern- und Zellteilung im Pflanzenreich. Jena 1888.

— Typische und allotypische Kernteilung. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 42, 1906.

— Chromosomenzahlen, Plasmastrukturen und Reduktionsteilung. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 45, 1908.

— Das Botanische Praktikum. 1913.

Tellyesniczky, K., Ruhekern und Mitose. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 62, 1905.

Went, F., Beobachtungen über Kern- und Zellteilung. Ber. d. d. Bot. Gesellschaft, Bd. 5, 1887.

Wisselingh, v., C., Über das Kerngerüst. Bot. Ztg. 1899.

Zacharias, E., Der Nucleolus. Bot. Ztg. 1885.

— Über die achromatischen Bestandteile des Zellkerns. Ber. d. d. bot. Gesellschaft, Bd. 20, 1902.

Zimmermann, A, Die Morphologie und Physiologie des pflanzlichen Zellkerns. Jena 1896.

Figuren-Erklärung.

Durch ein Versehen sind die Tafeln im Text der vorstehenden Arbeit von Liehr mit den Nummern I, II, III, IV bezeichnet worden. Diese Nummern entsprechen den auf den Tafeln selbst angegebenen Nummern III, IV, V, VI.

Vergrößerung: Wo nicht besonders vermerkt 1500fach. Gezeichnet wurde mit Zeiß' Zeichenapparat nach Abbé.

Optik: Zeiß-Apochromat, homog. Imm. 2 mm. N. A. 1,40. Kompensations-Okular 8 (od. 4).

Abkürzungen: Fix. = Fixage; M. = Merkel; K. = Keiser; Fl. = Flemming; Färb. = Färbung; Hd. = Heidenhain; Bd.-R. = Bordeaux-Rot; Fch.-Jdgr. = Fuchsin-Jodgrün; Lgs. = Längsschnitt; Qus. = Querschnitt.

Tafel I.

Fig. 1. Alisma plantago: Typischer Ruhekern aus der Wurzelhaube. Gleichförmig aufgebautes, dichtes Gerüstwerk. Fix. M., Färb. Hd. mit Bd.-R., Lgs.

Fig. 2. Alisma plantago: Typischer Ruhekern der Wurzelhaube. Fädiges Gerüstwerk. Fix. K., Färb. Hd. und Bd.-R., Lgs.

Fig. 3. Alisma plantago: Interphasekern aus dem Plerom des Wurzelmeristems. Gröbere Karyotintröpfchen. Nucleolus mit Vacuole. Fix. M., Färb. Hd. und Bd.-R., Lgs.

Fig. 4. Sagittaria sagittifolia: Typischer Ruhekern aus der Wurzelhaube. Schwammiges, an einzelnen Stellen stark hervorstehendes Gerüst. Nucleolen dicht vom Karyotingerüst umschlossen. Vergr. 1200, Fix. K., Färb. Hd. und Bd.-R., Lgs.

Fig. 5. Butomus umbellatus: Typischer Ruhekern aus der Wurzelhaube. Gerüst aus Fäden und Tröpfchen. Nucleolus behöft. Fix. M., Färb. Hd. und Bd.-R., Lgs.

Fig. 6. Sagittaria sagittifolia: Interphasekern aus dem Plerom des Wurzelmeristems. Gerüst schwammig-netzartig. Fix. M., Färb. Hd. und Bd.-R., Lgs.

Fig. 7. Butomus umbellatus: Interphasekerne aus dem Plerom des Wurzelmeristems. Stärker ausgebildetes Gerüst. Fix. M., Färb. Hd. und Bd.-R., Lgs.

Fig. 8. Nymphaea alba: Typischer Ruhekern aus der Wurzelhaube. Locker aufgebautes Gerüst mit deutlichen Karyosomen. Nucleolus mit Vacuole und großem hyalinen Hof. Fix. M., Färb. Hd. und Bd.-R., Lgs.

Fig. 9. Butomus umbellatus: Interphasekern. Vergr. 1200, mit deutlichen Karyosomen und weniger dichtem Gerüst. Fix. K., Färb. Hd. und Bd.-R., Lgs.

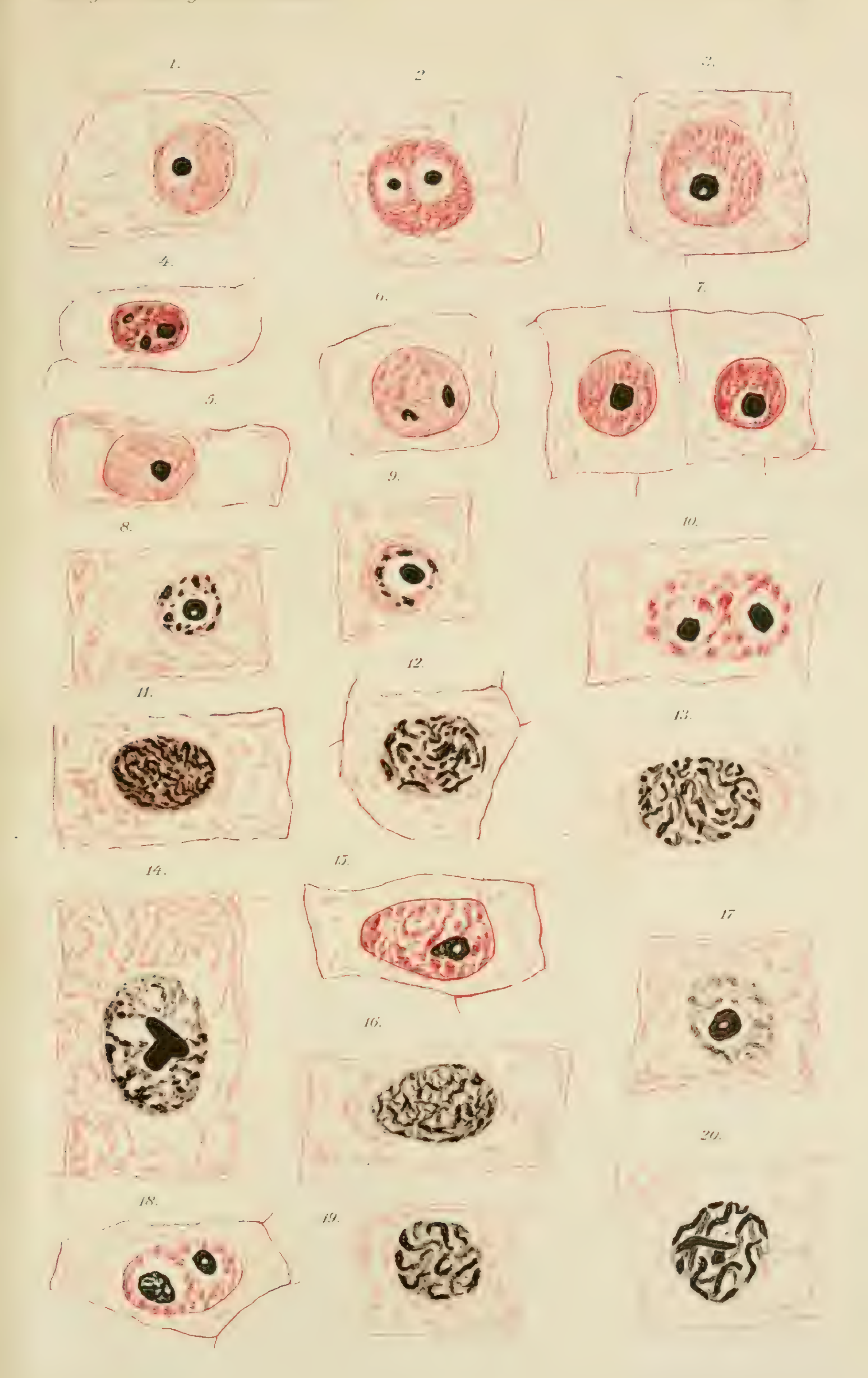

1.
2
3.
4.
5.
6.
7.
8.
9.
10.
11.
12.
13.
14.
15.
16.
17
18.
19.
20.



Fig. 10. Alisma plantago: Prophasestadium. Karyotintröpfchen zu länglichen Gebilden in Zügen vereinigt. Fix. M., Färb. Hd. und Bd.-R., Lgs.

Fig. 11. Alisma plantago: Dichtes Spiremstadium. Fix. M., Färb. Hd. und Bd.-R., Lgs. Periblem.

Fig. 12. Alisma plantago: Prophasestadium. Karyotinelemente bandartig. Fix. M., Färb. Hd. und Bd.-R., Qus. Plerom.

Fig. 13. Alisma plantago: Spirem mit harmonisch den Kernraum durchsetzenden Schlingen. Fix. M., Färb. Hd. und Bd.-R., Lgs. Periblem.

Fig. 14. Sagittaria sagittifolia: Frühes Prophasestadium. Fix. M., Färb. Hd. und Bd.-R., Lgs. Plerom. Vergr. 2000.

Fig. 15. Sagittaria sagittifolia: Prophasestadium. Karyotinelemente in Zügen angeordnet. Fix. M., Färb. Hd. und Bd.-R., Lgs. Periblem.

Fig. 16. Sagittaria sagittifolia: Spiremstadium. Fix. M., Färb. Hd. und Bd.-R., Lgs. Plerom.

Fig. 17. Butomus umbellatus. Frühes Prophasestadium. Fix. M., Färb. Hd. und Bd.-R., Lgs. Plerom.

Fig. 18. Ranunculus reptans: Frühes Prophasestadium. Fix. M., Färb. Hd. und Bd.-R., Qus. Periblem.

Fig. 19. Butomus umbellatus: Spiremstadium. Fix. K., Färb. Hd. und Bd.-R., Lgs. Plerom.

Fig. 20. Butomus umbellatus: Ausgebildetes Spirem vor dem Schwinden der Kernwandung. Fix. K., Färb. Hd. und Bd.-R., Qus. Plerom.

Tafel II.

Fig. 1. Ranunculus reptans: Prophasestadium. Karyotinelemente sich in Zügen anordnend. Fix. M., Färb. und Bd.-R., Lgs. Periblem.

Fig. 2. Ranunculus reptans: Spirem mit gespaltenen Schlingen. Fix. M., Färb. Hd. und Bd.-R, Lgs. Periblem.

Fig. 3. Ranunculus reptans: Frühes Prophasestadium, Karyosomen deutlich zeigend. Fix. K., Färb. Hd. und Bd.-R, Qus. Periblem.

Fig. 4. Ranunculus reptans: Wohlausgebildete gespaltene Chromosomen im Cytoplasma. Fix. M., Färb. Hd. und Bd.-R., Lgs. Periblem.

Fig. 5. Ranunculus reptans: Prophasestadium, Karyosomen durch Karyotinanlagerung vergrößert. Fix. K., Färb. Hd. und Bd.-R., Qus. Plerom.

Fig. 6. Alisma plantago: Telophasespirem mit kleinen Nucleolusteilchen. Fix. M., Färb. Hd. und Bd.-R., Lgs. Plerom.

Fig. 7. Nymphaea alba: Frühes Prophasestadium mit deutlichen Karyosomen. Fix. M., Färb. Hd. und Bd.-R, Lgs. Periblem.

Fig. 8. Nymphaea alba: Wohlausgebildete gespaltene Chromosomen kurz vor der Kernwandlösung. Fix. M., Färb. Hd. und Bd.-R., Lgs. Periblem.

Fig. 9. Ranunculus reptans: Telophase, Alveolisation und Vacuolisation der Chromosomen. Fix. K., Färb. Hd. und Bd.-R., Lgs. Plerom.

Fig. 10. Alisma plantago: Fortgeschrittene Telophase. Fix. M., Färb. Hd. und Bd.-R., Lgs. Plerom.

Fig. 11. Alisma plantago: Tochterkerne beim Übergang ins Ruhestadium. Fix. M., Färb. Hd. und Bd.-R., Lgs. Plerom.

Fig. 12. Ranunculus reptans: Fortgeschrittenere Telophase mit gleichmäßig verteilten Karyosomen. Fix. K., Färb. Hd. und Bd.-R., Lgs. Periblem.

Fig. 13. Alisma plantago: Typischer Ruhekern der Wurzelhaube. Gerüst fädiger und nicht so dicht. Fix. K., Färb. Fch.-Jdgr., Qus.

Fig. 14. Alisma plantago: Frühes Prophasestadium aus dem Periblem. Kern scheinbar unverletzt. Fix. K., Färb. Fch.-Jdgr., Qus.

Fig. 15. Alisma plantago: Prophasestadium. Karyotintröpfchen vereinigen sich zu Zügen. Fix. K., Färb. Fch.-Jdgr., Lgs. Periblem.

Fig. 16. Alisma plantago: Prophasestadium mit größeren Karyotintröpfchen. Fix. K., Färb. Fch.-Jdgr., Lgs. Plerom.

Fig. 17. Butomus umbellatus: Fortgeschritteneres Telophasestadium mit Karyosomen. Fix. K., Färb. Fch.-Jdgr., Lgs. Plerom.

Fig. 18. Sagittaria sagittifolia: Frühes Prophasestadium. Fix. K., Färb. Fch.-Jdgr., Qus. Periblem.

Fig. 19. Butomus umbellatus: Prophasestadium. Karyosomen durch Karyotinanlagerung längliches Aussehen zeigend. Fix. K., Färb. Fch.-Jdgr., Lgs. Plerom.

Fig. 20. Alisma Plantago. Telophase. Spirem mit freien Chromosomenden, dazwischen kleine Teile von Nucleolarsubstanz. Fix. K., Färb. Fch.-Jdgr., Lgs. Periblem.

Tafel III.

Fig. 1. Nymphaea alba: Ruhekern mit Karyosomen. Fix. M., Färb. Hd., Qus.

Fig. 2. Sagittaria sagittifolia. Prophasestadium. Karyotinelemente, z. T. paarige Anordnung zeigend. Fix. M., Färb. Fch.-Jdgr., Qus. Periblem.

Fig. 3. Butomus umbellatus: Interphasekern. Vergr. 1200. Deutliche Karyosomen in dichtem Gerüst, etwas schemat. Fix. K., Färb. Hd. und Bd.-R., Lgs.

Fig. 4. Sagittaria sagittifolia: Dualistischer Bau der Chromosomen. Telophasestadium, etwas schemat. Vergr. 2000. Fix. M., Färb. Hd., Lgs. Periblem.

Fig. 5. Alisma plantago: Telophase mit stark alveolisierten Chromosomen. Aufbau scheinbar dualistisch; etwas schemat. Vergr. 2000. Fix. M., Färb. Hd., Lgs. Plerom.

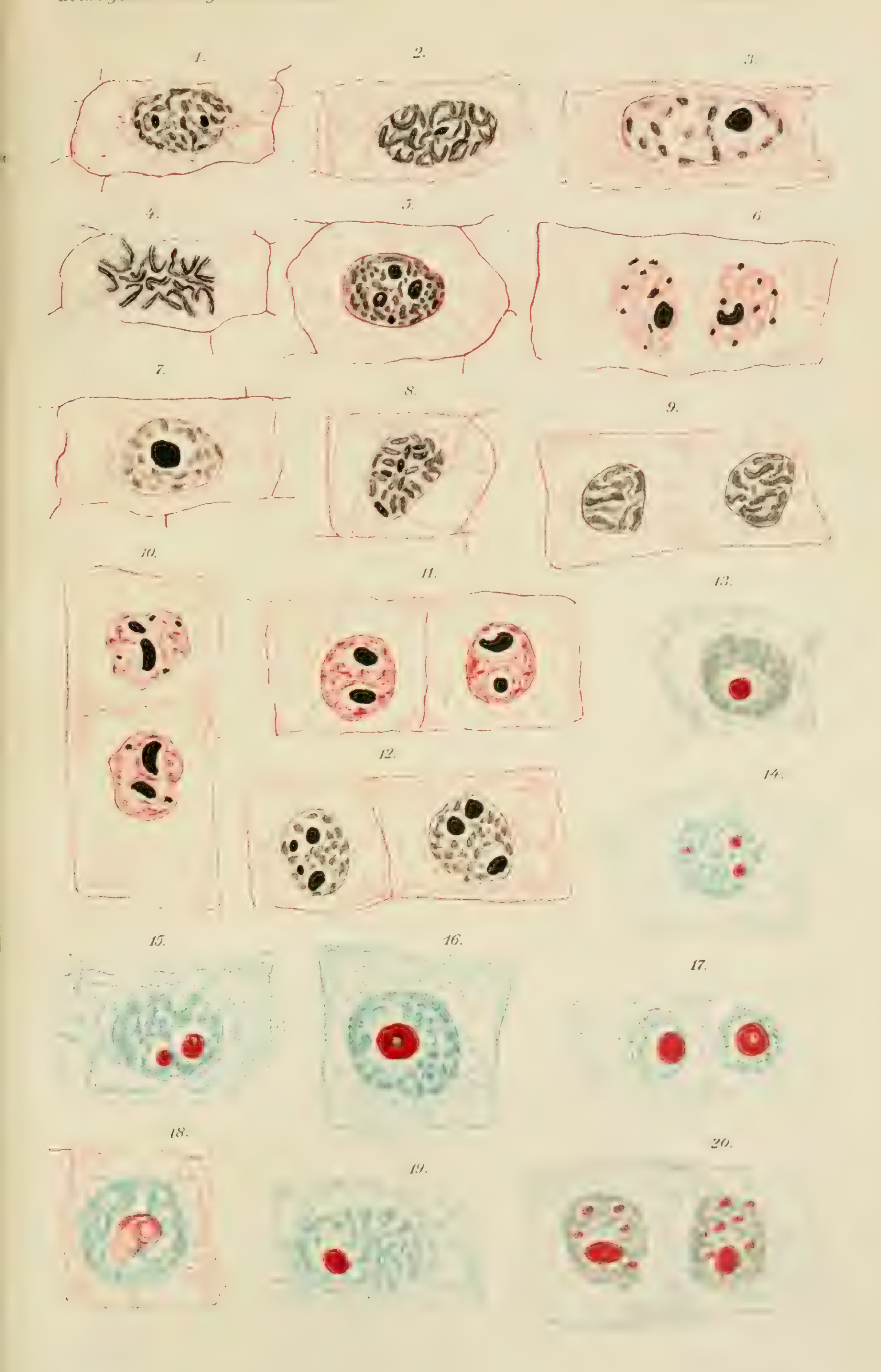
Fig. 6. Sagittaria sagittifolia: Telophase. Beginnende Vacuolisation und Alveolisierung der Chromosomen. Fix. M., Färb. Hd. Plerom., Lgs.

Fig. 7. Nymphaea alba: Telophasestadium, etwas schemat. Fix. M., Färb. Hd. Vergr. etwa 2000.

Fig. 8. Sagittaria sagittifolia: Fortgeschrittenere Telophase. Fix. M., Färb. Hd. Lgs. Plerom.

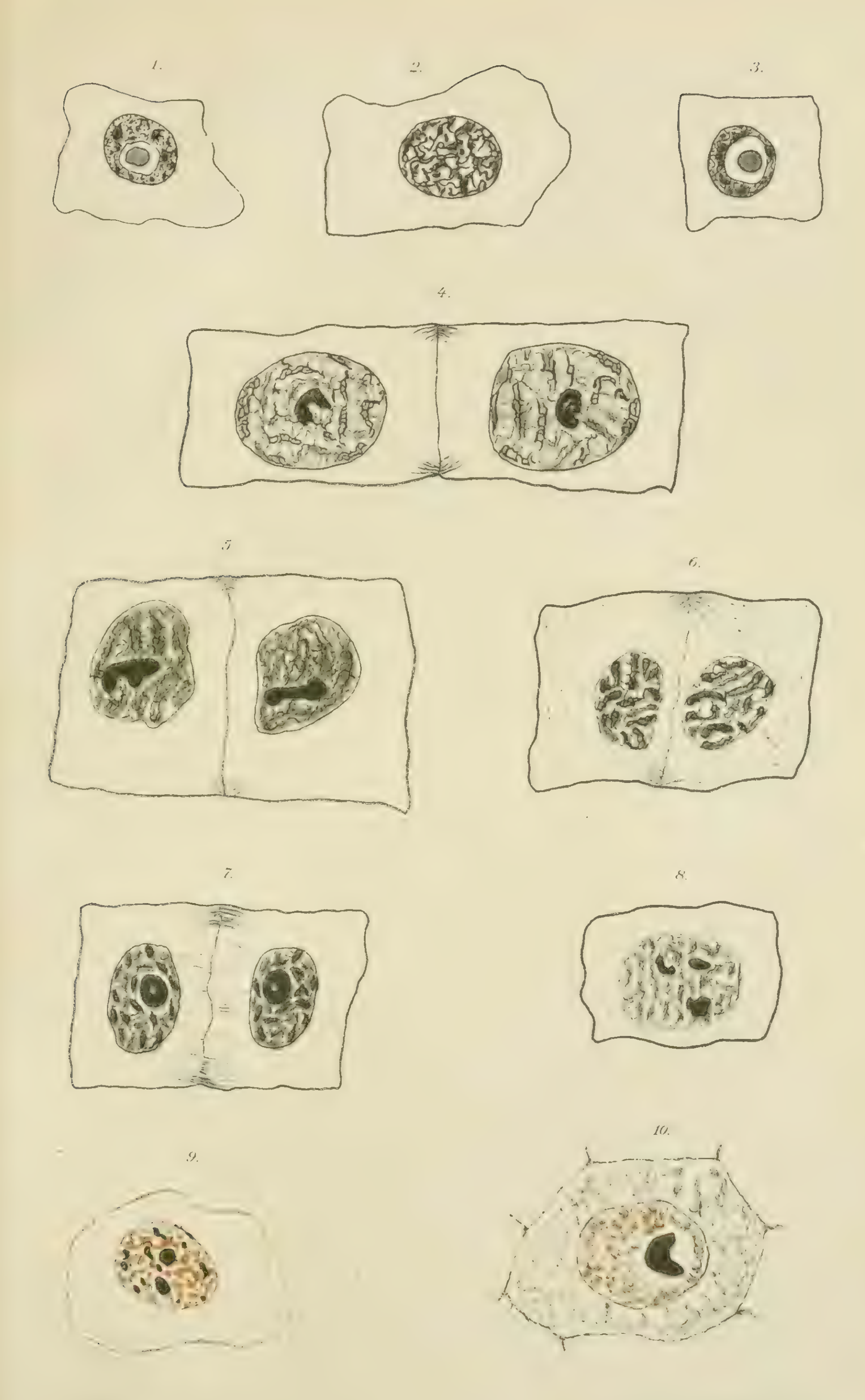
Fig. 9. Alisma plantago: Prophasestadium. Zwischen den Karyotintröpfchen kleinere Teile des Nucleolus. Fix. M., Färb. Hd., Qus. Plerom.

Fig. 10. Alisma plantago: Frühes Prophasestadium. Karyotintröfchen. Fix. M., Färb. Hd., Lgs. Periblem.



O. Liehr del. Lith. Anst. v. C. Kirst, Leipzig.





O. Liehr del. *Lith. Anst. v. C. Kirst, Leipzig.*



Erklärung der Photogramme.

Die photographischen Bilder wurden mit Zeiß' Apochromat homogen. Imm. 2 mm N. A. 1,40 Projektions-Okular 4 aufgenommen.

Hervorheben möchte ich, daß weder die Platten noch die Abzüge irgendwie retouchiert wurden, um den Photogrammen ihre volle Objektivität zu erhalten.

Fig. 1. Ranunculus reptans: Typischer Ruhekern aus der Wurzelhaube. Weitmaschiges Gerüst mit deutlichen Karyosomen. Fix. K., Färb. Hd. und Bd.-R., Lgs., Vergr. 1 : 1200.

Fig. 2. Nymphaea alba: Interphasekern aus dem Periblem des Wurzelmeristems. Locker aufgebautes Gerüst mit deutlichen verschieden großen Karyosomen. Fix. M., Färb. Hd. und Bd.-R., Lgs., Vergr. 1 : 1200.

Fig. 3. Alisma plantago: Spiremschlingen um- und durcheinander gewunden beim Lösen der Kernwandung, teilweise Spaltung erkennen lassend. Kern aus dem Periblem des Wurzelmeristems. Fix. M., Färb. Hd. und Bd.-R., Lgs., Vergr. 1 : 1200.

Fig. 4. Alisma plantago: Gespaltene Chromosomen bald nach der Kernwandlösung im Cytoplasma. Kern aus dem Plerom des Wurzelmeristems. Fix. M., Färb. Hd. und Bd.-R., Lgs., Vergr. 1 : 1500.

Fig. 5. Alisma plantago: Meist U-förmige Gestalt der auseinander weichenden Chromosomen. Periblem des Wurzelmeristems. Fix. K., Färb. Feh.-Jdgr., Lgs., Vergr. 1 : 800.

Fig. 6. Sagittaria sagittifolia: Prophasestadium. Einzelne Stellen des Kerngerüstes, die wohl als Karyotinzentren dienen, stark hervortretend. Periblem des Wurzelmeristems. Fix. M., Färb. Hd. und Bd.-R., Lgs., Vergr. 1 : 800.

Fig. 7. Sagittaria sagittifolia: Prophasestadium, in dem ausnahmsweise das Karyotin sich in anastomisierenden Tröpfchen lagert. Plerom des Wurzelmeristems. Fix. M., Färb. Hd. und Bd.-R., Lgs., Vergr. 1 : 1000.

Fig. 8. Nymphaea alba: Prophasespirem bei Auflösung der Kernwandung. Discontinuierliches Spirem. Plerom des Wurzelmeristems. Fix. M, Färb. Hd. und Bd.-R., Lgs., Vergr. 1 : 800.

Fig. 9. Nymphaea alba: Chromosomen im Cytoplasma nach Lösung der Kernwandung. Periblem des Wurzelmeristems. Fix. M., Färb. Hd. und Bd.-R., Lgs., Vergr. 1 : 600.

Fig. 10. Alisma plantago: Telophasestadium. Knäuelstadium. Periblem des Wurzelmeristems. Fix. M., Färb. Hd. und Bd.-R. Vergr. 1 : 1200.

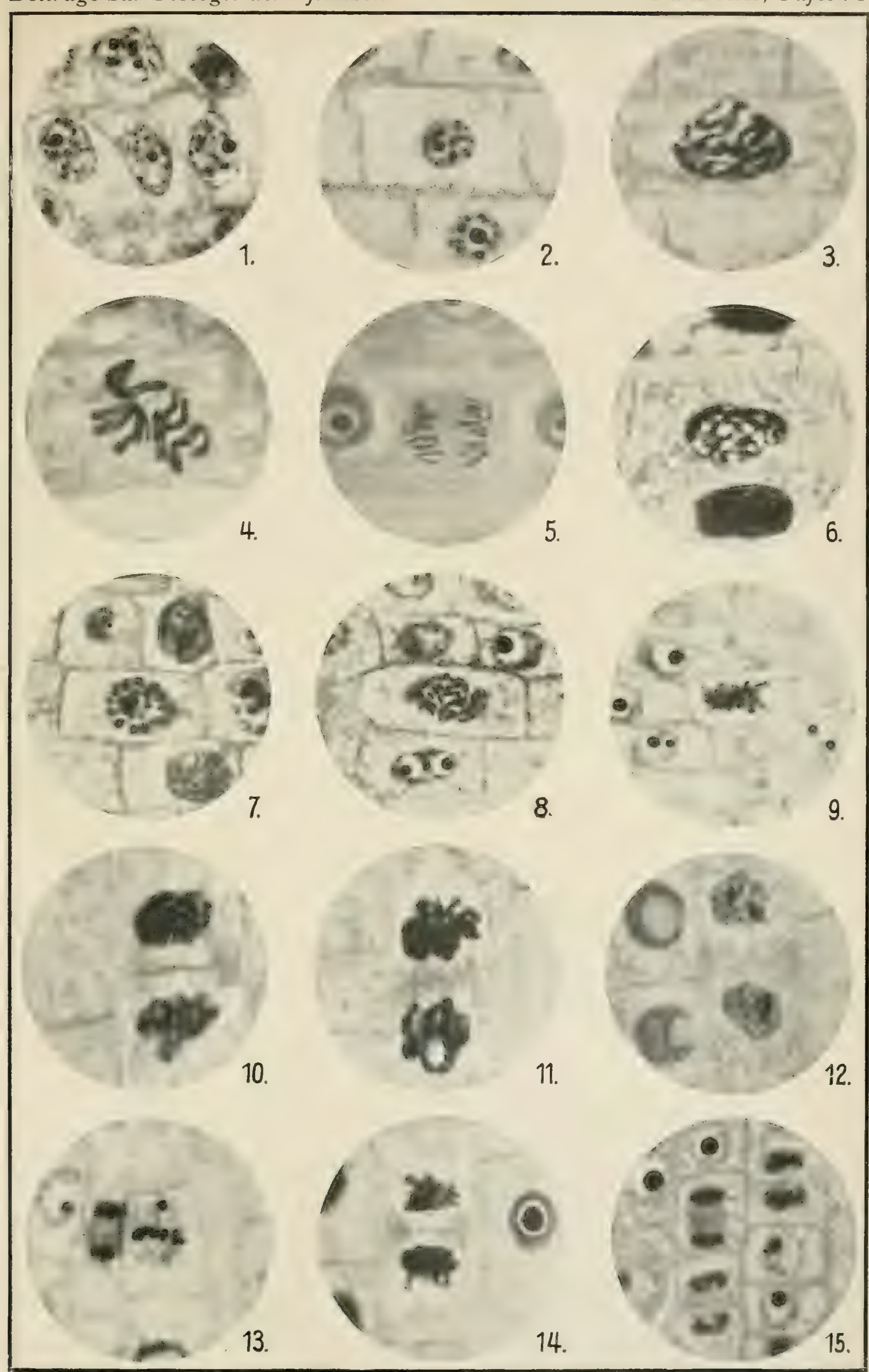
Fig. 11. Alisma plantago: Telophase mit beginnender Vacuolisation und Alveolisierung der Chromosomen in der polaren Anhäufung. Periblem des Wurzelmeristems. Fix. M., Färb. Hd. und Bd.-R., Lgs., Vergr. 1 : 1200.

Fig. 12. Alisma plantago: Fortgeschrittenere Telophase, kleinere Nucleolen vom Gerüst dicht umschlossen. Plerom des Wurzelmeristems. Fix. M., Färb. Hd. und Bd.-R., Lgs., Vergr. 1 : 800.

Fig. 13. Nymphaea alba: Extra-nucleärer Nucleolus. Plerom des Wurzelmeristems. Fix. M., Färb. Hd. und Bd.-R., Lgs., Vergr. 1 : 600.

Fig. 14. Alisma plantago: Polare Anhäufung der Chromosomen. Fix. M., Färb. Hd. und Bd.-R., Qus. Plerom, Vergr. 1 : 800.

Fig. 15. Nymphaea alba: Verschiedene Kernteilungsstadien und Ruhekern mit Karyosomen. Fix. M., Färb. Hd. und Bd.-R., Lgs. Plerom, Vergr. 1 : 700.



O. Liehr, phot. *Louis Gerstner, Kunstanstalt, Leipzig*



Beiträge zur biologischen Blütenanatomie.

Von **Reinhold Lange**[1].

Mit 26 Figuren im Text, 2 Tabellen und Tafel VII, VIII.

Gegenstand der vorliegenden Arbeit ist die Untersuchung einer Reihe von Anpassungen, die die Blüten zweier Gattungen an Insektenbestäubung zeigen. Der leitende Gesichtspunkt ist der einer „biologischen Blütenanatomie". Solche Untersuchungen hat schon Correns im Jahre 1891 veröffentlicht (Beiträge zur biologischen Anatomie der Aristolochiablüte, zur Biologie und Anatomie der Salvienblüte, zur Biologie und Anatomie der Calceolarienblüte). Hier ist zum erstenmal von „biologischer Anatomie" die Rede. Im Jahre 1905 erschien dann eine Arbeit von O. Porsch, der unter dem Namen „Beiträge zur histologischen Blütenbiologie" zwei neue Insektenanlockungsmittel der Orchideenblüte eingehend anatomisch beschreibt. In der Einleitung zu dieser Arbeit legt der Verfasser den Begriff der „histologischen Blütenbiologie" als einer besonderen Disziplin dar, deren weitgehende Bearbeitung er eindringlich empfiehlt, weil sie nach seiner Überzeugung „eine wesentliche Vertiefung unserer Einsicht in die Komplikation der Anpassungseinrichtungen der Blüte zur Sicherung der Fremdbestäubung und damit der Blütenbiologie überhaupt verspricht".

Bei den folgenden anatomischen und biologischen Untersuchungen über die Veilchen- und Veronicablüte ist der Begriff der

---

[1]) Diese Arbeit ist von der philosophisch-naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität Münster i. W. als Dissertation angenommen worden, und der Verfasser hat auch Ende Juni 1914 das Doktorexamen m. c. l. bestanden. Seit Kriegsausbruch im Heeresdienst, wurde er seit September 1914 vermißt, und Ende Dezember erhielten die Angehörigen die Gewißheit, daß er gefallen sei. So liegt mir die Pflicht ob, die Arbeit eines hoffnungsvollen Schülers zum Druck zu geben.

Correns.

„Biologischen Blütenanatomie" etwa in dem Sinne gebraucht, den Correns mit demselben, Porsch mit einem ähnlichen Begriffe verbinden, so daß wir die Aufgaben dieser Disziplin etwa so formulieren können:

Ausgehend von einer genauen anatomischen Untersuchung der Blüte, betrachten wir den anatomischen Bau der einzelnen Blütenteile vom Gesichtspunkt der uns durch Beobachtung bekannten biologischen Funktion und versuchen, den inneren Zusammenhang zwischen anatomischem Bau und biologischer Funktion der angepaßten Blütenteile aufzudecken. Falls wir diese nicht kennen, suchen wir durch die Kenntnis des anatomischen Baues einen Fingerzeig zum Verständnis der biologischen Funktion zu bekommen. Die so gefundene Deutung ist dann nach Möglichkeit durch Experiment zu belegen.

I. Teil. Viola.

A. Einleitung.

Im Jahre 1867 beschrieb Fr. Hildebrand in der Blüte von Viola tricolor eine Einrichtung, die ihm für das Zustandekommen der Kreuzbefruchtung von wesentlicher Bedeutung zu sein schien. Er deutete so einen lippenförmigen Anhang an der Unterseite der Narbenöffnung dieser Pflanze[1]). Da uns im folgenden dieses Gebilde näher beschäftigen soll, will ich zum leichteren Verständnis eine kurze Beschreibung der Veilchenblüte vorausschicken. Die Blüte besitzt fünf Kelchblätter und damit abwechselnd fünf Kronblätter, die beim Gartenstiefmütterchen, das wir unserer Beschreibung zugrunde legen, eine fast vertikale Schaufläche bilden. Das unterste der Kronblätter ist das größte und trägt einen Sporn; die Blütenachse ist durch eine starke Krümmung des Blütenstieles schräg abwärts gerichtet. In der

---

[1]) Wittrock (1897, S. 18) zitiert zwei Stellen in der Literatur, an denen schon vorher dies Gebilde erwähnt wurde, die aber auf denselben Verfasser zurückgehen. Zum erstenmal erwähnt wird die Lippe in einer mir unzugänglichen Abhandlung vom Jahre 1823: F. de Gingins, Mémoires sur la famille des Violées. Mémoires de la Société de Physique et d'Histoire naturelle de Genève (Tom. II, Prem. Part. Genève 1823) und dann im Jahre 1824 in De Candolle, Prodr. Syst. nat. regni veget. Tome I pag. 301, wo der Griffel der Sektion Melanium als mit einer „apertura magna inferne labello munita" charakterisiert wird.

Mitte der Blüte, ganz vom Grunde der drei unteren Kronblätter umschlossen, liegen die Geschlechtsorgane. Eine große Zahl papillenförmiger, dicht beieinander stehender Haare am Grunde der Spreite der seitlichen Kronblätter verschließen den Eingang bis auf eine kleine Stelle über dem unteren Kronblatt. Aus diesem Grunde sieht man, wenn man von vorn auf die Blüte schaut, von den Geschlechtsorganen nur den Narbenkopf. Das ist eine kopfartige Anschwellung des kurzen, in seinem ganzen Verlauf hohlen Griffels, der mit einem knieförmigen Gelenk dem oberständigen, einfächerigen Fruchtknoten aufsitzt. Dieser Narbenkopf trägt eine nach vorne und gegen das untere Kronblatt zeigende Öffnung, die Narbenöffnung. An deren basalem Ende befindet sich „eine lippenartige Klappe, welche nach unten umgebogen und mit Papillen bedeckt ist". (Hildebrand, S. 55.) Mit ihrem unteren Rande liegt sie dem unteren Kronblatt auf. Die fünf Staubblätter, die sich nach innen öffnen, sind durch kleine Härchen seitlich verfilzt und umschließen den Fruchtknoten vollkommen. Die Connective sind in dreieckige, braune, elastische Lappen verlängert, die, teilweise sich deckend, nach vorn konvergierend, den Griffel derart umgeben, daß nur der Narbenkopf daraus hervorragt. Der Pollen fällt von selbst oder bei Erschütterung der Blume durch Wind oder Insekten in den vorderen Kegelraum, der durch die Connective gebildet wird und von dort durch eine Lücke zwischen den beiden unteren Connectiven in eine Rille des unteren Kronblattes, die mit zahlreichen Papillen bestanden ist. Diese Rille, „Pollenmagazin" nach Wittrock, ist, bevor ein Insekt die Blüte besucht hat, oft mit Pollen überreich angefüllt.

Unter normalen Umständen (siehe später S. 237 u. f.) kann nun dieser Pollen nicht in die Narbenhöhle gelangen und dadurch Selbstbefruchtung herbeiführen. Daran hindert ihn die lippenförmige Klappe. Doch hat diese noch einen anderen Zweck. Denn, „wenn nun ein Insekt den Rüssel in die Blüte steckt, um zum Sporn zu gelangen, in welchem aus den Spornen der hinteren (unteren) Antheren der Honigsaft abgeschieden wird, so geschieht dies an der Stelle, wo die Narbenlippe dem unteren Blumenblatt aufliegt; diese wird durch den Stoß des Insekts noch weiter nach dem Sporn der Blüte zu umgebogen, außerdem wird zugleich der ganze Narbenkopf wegen einer eigentümlichen Befestigung des Griffels an dem Fruchtknoten nach oben gedrückt. Der Insektenrüssel streift nun durch die Rinne des unteren Blumenblattes hindurch, in welcher der Pollen, aus den Antheren gefallen, liegt, und erhält so einen Teil davon angestrichen. Zieht das Insekt darauf, nachdem es den Blütensporn vom Honigsaft entleert, seinen Rüssel zurück, so wird dadurch die Lippe des Narbenkopfes nach oben gedrückt, und zwar so, daß die Öffnung zur Narbenhöhle damit

zum Teil verdeckt wird, wenigstens derartig, daß von dem am Rüssel haftenden Pollen nichts in diese Narbenhöhle hineingelangen kann. Fliegt nun das Insekt zu einer folgenden Blüte, so verursacht es dort dieselben Bewegungen in allen Teilen, aber durch dieselben nunmehr die Bestäubung der Narbe: Beim Eintritt des Rüssels in die Blüte wird der an ihm haftende Pollen gegen die Lippe des Narbenkopfes gestrichen und bleibt an dessen Papillen hängen, bei dem Rückzuge des Rüssels darauf wird die Lippe nun in die Höhe gedrückt und so der daran haftende Pollen in die Narbenhöhle hineingepreßt, in welcher er sehr leicht durch die darin befindliche klebrige Flüssigkeit festgehalten wird." (Hildebrand 1867, S. 55.)



Fig. 1. Längsschnitt durch eine Blüte von Viola tricolor vulgaris; frk Fruchtknoten, nk Narbenkopf, nö Narbenöffnung, l Lippe, ca Konnektivanhängsel, stb Staubbeutel, pk Pollenkammer, ne Nektarium; der Pfeil zeigt die Richtung des in die Blüte gestoßenen Insektenrüssels an.

Fig. 1 stellt einen Längsschnitt durch eine Blüte von Viola tricolor var. vulgaris dar und möge die geschilderten Verhältnisse erläutern (siehe Figurenerklärung).

Diese Darstellung Hildebrands ist dann in alle blütenbiologischen Schilderungen von Viola tricolor übergegangen und findet sich u. a. bei H. Müller 1873, 1881; Kerner 1891; Krämer 1897; Knuth 1898; Ludwig 1895. Sprengel, der im übrigen den Bestäubungsvorgang der Veilchenblüte richtig erkannte und beschrieb, hat die Lippe übersehen.

Im Jahre 1897 hat V. B. Wittrock bei Gelegenheit seiner „Viola-Studien" diesen lippenförmigen Anhang genauer untersucht und beschrieben. Mit folgendem Resultat (S. 18/19): „Der Lappen ist ein epidermaler Auswuchs aus der unteren Kante der Narbenhöhle

von fächerförmiger Gestalt. Er hat eine Länge von 1—1,3 mm und eine Breite von ca. ⅓ mm und ist solchergestalt so klein, daß er für das bloße Auge kaum sichtbar wird. Er wird gebildet von nahezu keulenförmigen ziemlich steifen Zellen, welche aus dem Teil der Oberhaut stammen, der die Kanten der Narbenöffnung bekleidet." Nach eingehender Beschreibung des Aussehens, der Länge und der Zahl der Zellen, auf die ich später noch eingehen werde, kommt er zur Besprechung der biologischen Bedeutung der Lippe: „Schon aus dem geschilderten Bau der Narbenlappen geht hervor, daß er nicht die Beweglichkeit haben kann, die ihm Hildebrand, Sachs (Lehrb. f. Bot. 1874, S. 806) und H. Müller zuschreiben. Direkte Versuche, die wiederholte Male angestellt wurden, haben gleichfalls bekräftigt, daß sie nicht irgend einen nennenswerten Grad von Biegsamkeit besitzen. Von einem Zuschließen der Narbenöffnung durch den Lappen, wenn ein Insekt, nachdem es Honig saugte, seinen Rüssel zurückzieht, kann deshalb nicht die Rede sein, ebensowenig wie von dem Einpressen des an dem Lappen befindlichen Blütenstaubes. Daß der eigene Blütenstaub der Blumen beim Insektenbesuch nicht in die Narbenöffnung gelangt, beruht im wesentlichen auf der Existenz des Gelenkes am unteren Teil des Griffels (das auch z. B. Hildebrand schon beschrieb, siehe oben). Indem die Insekten bei ihrem Besuch ihren Kopf, um Honig zu gewinnen, in die Mitte der Blüte einführen, treffen sie auf den unteren niedrigsten Teil des Narbenkopfes. Der sehr mäßige Druck auf diesen Teil des Stempels . . . . verursacht, daß der Stempel sich im Gelenk so stark aufwärts bewegt, daß er eine fast aufrechte Stellung einnimmt." Dieser Druck wird nun nach Wittrock von den Insekten ausgeübt, wodurch dann „Narbenöffnung und Lappen, die ja am unteren Teil des Stempelkopfes angebracht sind, so weit in die Höhe gehoben werden, daß sie vermeiden, mit den Pollen in Berührung zu kommen, so daß der Rüssel des Insekts damit behaftet wird, indem er auf dem Wege zum und vom oberen Teil des Spornes die Pollenkammer der Blüte passiert. Daß der Lappen — ohne daß er als Zuschließklappe für die Narbenhöhle dient — doch bei der Aufrechtstellung des Stempels schon durch seine Form und seine Lage in seiner Weise beiträgt zur Verhinderung der Selbstbestäubung, ist begreiflich".

Zwei einander widersprechende Ansichten stehen sich so gegenüber: F. Hildebrand sieht in der Lippe ein für das Zustandekommen der Kreuzbefruchtung wesentliches Organ. Wittrock leugnet jede besondere biologische Bedeutung derselben.

Auf Anregung von Herrn Professor Correns habe ich nun versucht, durch eine möglichst genaue anatomische und experimentelle Untersuchung die richtige biologische Bedeutung zu finden. Schon

gelegentlich seiner Untersuchungen über die biologische Anatomie einiger Blüten (1891) hatte Correns auch begonnen, Bau und Funktion des lippenförmigen Anhangs an der Narbenöffnung von Viola zu studieren. Er war jedoch damals wegen anderer Arbeiten mit diesen Untersuchungen nicht zum Abschluß gekommen.

Die Wiederaufnahme der Arbeiten war für mich um so interessanter, als mittlerweile die Arbeit Wittrocks erschienen war, der, wie berichtet, die bisherige Deutung des Organs ablehnt und somit dies unscheinbare und doch, wie wir sehen werden, so interessante Organ zum Gegenstand einer Streitfrage machte.

Ich habe im fünften Heft der Berichte der Deutschen Bot. Ges. von 1913 in einer „vorläufigen Mitteilung" die ersten Ergebnisse meiner diesbezüglichen Untersuchungen niedergelegt. Die vorliegende Arbeit enthält nun die damals angekündigte ausführlichere Darlegung. Sie erstreckt sich außer auf Viola tricolor noch auf eine Reihe anderer Arten aus möglichst allen Sektionen der Gattung und bezieht sich, von Einzelheiten abgesehen, ganz allgemein auf Bau, Entwickelungsgeschichte und biologische Funktion von Griffel und Narbe bei der Gattung Viola, sowie deren Beziehungen zu den übrigen Blütenteilen.

Systematisch ordnen sich die untersuchten Arten wie folgt an[1]:

Nominium:

a) Rostellatae: V. hirta, V. odorata, V. Riviniana.

b) Patellaria: V. palustris, V. Jooi, V. cucullata.

Dischidium: V. biflora.

Melanium: V. declinata, V. gracilis, V. cornuta, V. tricolor mit var. alpestris, dunensis, arvensis, vulgaris und das Pensée.

Leptidium: V. hederacea.

Über die systematische Stellung von Viola Rydbergii, die ich außerdem untersuchte, habe ich in der mir zugänglichen Literatur keine Auskunft erlangen können. Im Bau des Griffels zeigt die Art sehr viel Ähnlichkeit mit V. biflora.

Aus dem Freien stammen die Arten V. hirta, V. Riviniana (bei Hagen i. W.), V. odorata, V. palustris (bei Warstein i. W.), V. arvensis, V. tric. vulgaris (bei Münster i. W.), V. tric. sabulosa resp. dunensis (Juist 1912), V. tric. alpestris (Julier 1913). Die beiden letzten Arten verdanke ich Herrn Professor Correns, der mir das selbst gesammelte Alkoholmaterial freundlichst überließ. Aus dem Bota-

---

[1]) Nach Reiche und Taubert in Engler-Prantl, III. Teil, 6. Abt., S. 322 u. f.

nischen Garten zu Münster stammen: V. cornuta, V. odorata und das Pensée.

Herrn Professor Bitter in Bremen danke ich auch an dieser Stelle für die freundliche Überlassung lebenden Materials von V. declinata, V. Rydbergii, V. hederacea. Die übrigen Arten: V. Jooi, V. cucullata, V. biflora, V. gracilis bezog ich von Haage und Schmidt-Erfurt; ich habe sie bis auf biflora und gracilis nicht nachbestimmen können, kann daher nicht für die Richtigkeit der Bestimmung garantieren.

B. Technik.

Bei Einbettung über Xylol in Paraffin werden alle kutinisierten Teile sehr spröde, so daß die Lippe, die, wie wir sehen werden, ausschließlich aus kutinisierter Membran besteht, beim Schneiden anfangs immer bis auf kümmerliche Reste zertrümmert wurde. Das ist auch wohl der Grund, warum H. Krämer (1897), der einen sagittalen Längsschnitt durch den Griffel von Viola tricolor abgebildet hat, eine inbezug auf den Narbenrand unzulängliche Darstellung gibt. Bessere Erfolge erzielte ich erst mit der Celloidin-Einbettung, mit der ich relativ leicht Schnitte von 20—25 μ Dicke erhielt, die auch den Bau der Lippe deutlich erkennen ließen. Endlich habe ich auch noch die von Hugo Fischer in der Zeitschrift für wiss. Mikr. 1913 empfohlene Methode der unvollständigen Entwässerung bei Benutzung von Chloroform als Übergangsmittel versucht, ohne jedoch dadurch eine wesentlich geringere Sprödigkeit des Materials zu erzielen. Meist benutzte ich dann Paraffin vom Schmelzpunkt 58° mit Xylol als Übergangsmittel. Durch sehr schnelles Abkühlen des Paraffins erhielt ich denn auch Blöcke, die gelegentlich Schnitte lieferten, an denen die Lippe vollständig erhalten war.

Der Bau der kutinisierten Membran wurde meist bei Chlorzinkjod-Färbung, daneben unter Anwendung von Sudan III studiert. Im übrigen benutzte ich zum Färben meist ein Gemisch von gleichen Teilen einer konzentrierten Lösung von wässrigem und alkoholischem Safranin unter Zugabe von etwas Anilinwasser nach Angabe von Babes in Strasburger, Bot. Prakt. Ließ ich dann die Schnitte zweimal 24 Stunden in der Lösung, so färbte sich alles kutinisierte Gewebe und die Kutikula hellgelb, die Zellwände hell- und der Zellinhalt dunkelorange. — Die Zeichnungen sind, wenn nicht anderes bemerkt, mit dem Zeichenapparat hergestellt.

C. Spezieller Teil.

Nach der Ausbildung des Griffelendes, insbesondere der Narbenöffnung, habe ich die untersuchten Arten in vier Gruppen eingeteilt,

die ich nach ihren charakteristischen Vertretern benannt habe. Ich unterscheide den:

1. *Tricolor*-Typ,
2. *Rydbergii*-Typ,
3. *Odorata*-Typ,
4. *Hederacea*-Typ;

bis auf den *Rydbergii*-Typ entsprechen die Gruppen systematischen Einheiten.

I. Tricolor-Typ.

a) Anatomie.

1. Viola tricolor, einschl. Pensée.

Von den zur Sammelart tricolor gehörigen Unterarten untersuchte ich die wichtigsten: Die gewöhnliche großblütige Form, var. vulgaris, die gemeine Ackerform, var. arvensis, die Dünenform, var. dunensis und die Alpenform var. alpestris; außerdem das systematisch nicht ganz hierher gehörige Gartenstiefmütterchen.

Diese gut charakterisierten Unterarten weichen von einander in der Ausbildung des Stempels mehr oder weniger ab, und zwar in Größe und Form des Griffels sowie der Narbenöffnung, in der Lage derselben zum unteren Kronblatt, endlich in der Gestalt und Größe der Lippe. Diese Unterschiede sind zum größten Teil schon bekannt und in ihrer biologischen Bedeutung schon gewürdigt worden. Soweit das nicht der Fall ist, werde ich sie meiner Darstellung einreihen.

Anders ist es mit der anatomischen Ausbildung des Griffels und speziell der Lippe, die bisher noch keine eingehende Würdigung in der Literatur gefunden haben.

Die Lagebezeichnung der einzelnen Organe und Organteile richtet sich nach den Verhältnissen in der fertigen Blüte. Unten ist das, was dem gespornten Kronblatt zugewandt liegt, vorn resp. apikal das, was am Ende bzw. in der Richtung der Verlängerung der Blütenachse liegt. Danach sind die übrigen Ausdrücke, basal und oben, bestimmt.

Zu Beginn der Knospenentwickelung legt sich der Stempel in Gestalt eines Ringwalles an (Payer 1857), der sich nach einiger Zeit nach oben verengt, dadurch den Fruchtknoten bildet und als enges Rohr zunächst weiterwächst. In diesem Stadium erscheint das vordere Ende des Griffels schräg abgeschnitten, so, daß die längere Seite die morphologisch untere ist. In solchem Zustand erscheint dann dieser untere Rand etwas dicker als der obere. Ein sagittaler Längsschnitt durch eine Knospe von diesem Alter gibt uns Auskunft über die Ursache jener Anschwellung. Taf. VII, Fig. 1 zeigt einen solchen vertikalen Längsschnitt durch die Zellen des unteren Randes bei Viola tricolor

var. dunensis. Die obersten Zellen der äußeren Epidermis haben sich in die Länge gestreckt, und zwar die obersten weniger, die darauf folgenden stärker, die weiter basalwärts gelegenen ablaufend schwächer. In den Zellen ist der Kern stark vergrößert, das Plasma reich an Vakuolen. Deutlicher werden diese Verhältnisse auf einem etwas älteren Stadium, wie es Taf. VII, Fig. 2 zeigt. Die betreffenden Epidermiszellen haben sich stark schlauchförmig verlängert, die Veränderungen in Kern und Plasma sind noch größer geworden; der Zellleib hat sich, jedenfalls durch die Vorbehandlung, die durch das Einbetten in Paraffin nötig wurde, etwas von den Wänden zurückgezogen. Die Kutikula ist etwas stärker geworden.

Unterdessen hat die obere Seite des Griffelendes ein allseitiges starkes Wachstum erfahren. Die Folge davon ist, daß hier der Griffel stark kopfartig anschwillt, und zugleich, daß dadurch die Öffnung, die bisher nach vorne zeigte, mehr und mehr gegen die Unterseite des entstehenden Narbenkopfes gedrängt wird.

In den nun folgenden Entwickelungsstadien erleidet das ganze Zellgewebe des unteren Randes der Narbenöffnung weitgehende Veränderungen (Taf. VII, Fig. 3). Wir werden später sehen, daß auch der gesamte übrige Rand der Öffnung von ähnlichen, aber lange nicht so weitgehenden Änderungen getroffen wird. Die Kutikula der Schlauchzellen und der nach abwärts folgenden Zellen ist stark verdickt (Taf. VII, acl Fig. 3). Die Verdickung erstreckt sich jedoch nicht nur auf die Außenwände der Epidermiszellen, auch ihre Seitenwände haben sich durch Einlagerung kutinisierter Substanz verstärkt, und zwar in höchst eigenartiger Weise. Die Kutinisierung schreitet nämlich nicht an allen Stellen gleich stark nach innen fort, sondern eilt dort etwas voraus, wo die Zellen aneinander stoßen und ist auch dort am stärksten. Nach innen zu wird diese kutinisierte Eckenverdickung immer geringer und geringer und läuft schließlich in eine Art Borste aus, deren Spitze vielfach sehr scharf ist (Taf. VII, b Fig. 3). Taf. VII, Fig. 6 zeigt einen Querschnitt durch mehrere solcher Borsten. Das Bild erinnert stark an Eckenkollenchym. Bei Chlorzinkjod-Behandlung heben sich die Kanten infolge ihrer Kutinisierung als fast schwarzbraune Streifen deutlich hervor. In Taf. VII, Fig. 3 sieht man bei nwc die nicht verdickten Enden der Seitenwände und die unverdickten Innenwände als dünne, sich mit Chlorzinkjod blau färbende Linien. Die kutinisierten Außenwände haben kleine Ausstülpungen in Gestalt von zahlreichen Runzeln und Höckern bekommen (Taf. VII, h Fig. 3 und 5). Wittrock hat diese Auswüchse der Lippenzellenaußenwand schon beschrieben und abgebildet (l. c. Taf. I, Fig. 19 und 20).

Gleichzeitig ist mit den angrenzenden Zellen, die die Innenseite des Griffelrandes bilden, eine andere Veränderung vor sich gegangen.

In Chlorzinkjod erscheint diese ganze Partie jetzt auffallend blau, deshalb, weil das Plasma im Innern der betreffenden Zellen in Degeneration begriffen ist, und dafür die blaue Färbung der zu gleicher Zeit verquellenden Membranen deutlich hervortritt. Dies ist der Anfang einer Verschleimung, die die gesamten Zellen hinter der Lippe und weiter herab trifft. Die Grenze zwischen degenerierendem und normalem Gewebe ist dabei äußerst scharf. Besonders schön ist



Fig. 2. Viola gracilis, Längsschnitt durch den oberen Teil des Griffels. l Lippe, dg degeneriertes Gewebe, schl Schleim, der von der Innenepidermis des Griffelkopfes gebildet wurde, cl abgehobene Innenkutikula, Vergr. ca. 80.

das in Textfig. 2 zu sehen, die eine photographische Wiedergabe eines Schnittes durch den Stempel von Viola gracilis darstellt. Der Schnitt ist vorher mit Safranin gefärbt worden. Ebenfalls deutlich sieht man diese Grenze in Taf. VII, Fig. 3; hier hat der Schnitt vor der Färbung mit Chorzinkjod in verdünnter Eau de Javelle gelegen, die das Plasma der degenerierten Zellen zum Teil zerstört hat.

Unterdessen hat auch der übrige, nicht von der Lippe eingenommene Teil des Narbenrandes eine gewisse ähnliche Veränderung durchgemacht. Eine — in einem bestimmten Falle sieben Zellen breite — Partie der Außenepidermis in unmittelbarer Nähe des Narbenrandes hat ganz ähnliche Verdickungen der Kutikula an den Außen- und Seitenwänden erfahren, wie ich sie für den unteren Rand beschrieben habe. In derselben Weise wie am unteren Rand, degenerieren auch die unter der verdickten Partie liegenden Zellen des übrigen Randes. Taf. VII, Fig. 7 gibt uns ein Bild dieser Vorgänge. Das weitere Schicksal des Randes der Narbenöffnung, den wir jetzt als Ganzes ins Auge fassen wollen, ist leicht zu beschreiben. Die gesamte degenerierte Partie des Narbenrandes verschleimt vollständig. Die erste und für uns zunächst wichtigste Folge dieser Verschleimung ist die, daß die kutinisierte Partie des Narbenrandes frei wird. Taf. VII, Fig. 5 stellt einen Schnitt durch den unteren Rand in solchem fertigen Stadium dar. Von den Zellen der Epidermis ist nichts mehr als die kutinisierten Teile zu sehen. Auffällig sind die scharfen Borsten, die durch die kutinisierten Ecken entstanden sind. Bei genauerer Betrachtung von Taf. VII, Fig. 5 sieht man, wie sich bei e die Einbuchtung zwischen zwei Borsten in eine feine Linie fortsetzt. Sie entstand so, daß beim Übergreifen der Kutinisierung auf die Seitenwände ein schmaler Streifen, eventuell eine Reihe inselförmiger Flecke, längs der Mitte nicht kutinisiert wurde. Diese Linien findet man am besten bei Schnitten durch ältere Knospen; bei befruchteten Blüten ist meist die kutinisierte Wand längs dieser „Aufrißlinie" aufgerissen.

Das Ganze läßt sich ungezwungen mit einem Instrument vergleichen, das zum Kratzen bestimmt ist. Wir werden weiter unten im biologischen Teil noch einmal auf diese Möglichkeit zu sprechen kommen. Die Gesamtmenge der ehemaligen Schlauchzellen hängt, wie aus Taf. VII, Fig. 6 ersichtlich, nur an einer dünnen Kutinlamelle c, die durch die erhalten bleibenden stark kutinisierten äußeren Wände der Epidermiszellen gebildet wird, die unterhalb der Schlauchzellen liegen. Diese Kutinhaut ist auf der Innenseite von ebenfalls kutinisierten Leisten bedeckt, die, von unten nach oben allmählich höher werdend, sich an den Stellen, wo ehemals mehrere Zellen aneinander stießen, zu einem spitzen Höcker zusammenschließen, um so allmählich in die Borsten überzugehen, die von den ehemaligen Schlauchzellen allein noch übrig geblieben sind. Die Gesamtheit nun der kutinisierten Reste der ehemaligen Schlauchzellen bildet den lippenförmigen Anhang am unteren Rande der Narbenöffnung, die „Lippe" F. Hildebrands.

Am übrigen, nicht der Lippe zugehörigen Rande der Narbenöffnung hat die Verschleimung zur Folge, daß der dadurch frei werdende Streifen kutinisierter Membran kragenartig den Rand umgibt. Man

kann sich vorstelllen, daß durch weitergehende Anpassung aus einem Stück solchen Kragens die Lippe entstanden ist.

Ein Gebilde ähnlicher Entwickelung ist mir bei Blütenpflanzen nicht bekannt. Es erinnert aber stark an das Peristom der Laubmoose und könnte auch so genannt werden.

Die Degeneration der Gewebepartie bringt außer dem Freiwerden der kutinisierten Membran noch etwas anderes mit sich: Sowohl sie selbst wie die Epidermiszellen des weiter innen liegenden normalen Gewebes bilden reichlich Schleim. Das hat zweierlei zur Folge: einmal bildet sich am Rand der Narbenöffnung ein deutlich sichtbarer Schleimring, der die Öffnung um ein ziemliches kleiner macht und an frischem wie konserviertem Material leicht zu sehen ist. Zum anderen wird durch diese Schleimabsonderung im Innern des Griffels die Kutikula in ihrer ganzen Ausdehnung abgehoben. In einer befruchteten Blüte, z. B. vom Pensée, liegt sie dann als zusammengedrückter Schlauch im Griffellumen. (Taf. VII, cl Fig. 4.) Auffällig an der Innenkutikula ist, daß sie an der Stelle, wo der Griffel dem Fruchtknoten aufgesetzt ist, plötzlich viel zarter wird. Es ist dies eine Einrichtung, die ich bei allen untersuchten Arten gefunden habe, die vermutlich als vorgebildete Durchbruchstelle der herabwachsenden Pollenschläuche anzusehen ist, da diese zunächst außerhalb des Innenkutikulaschlauches auskeimen und sich entwickeln. Jedenfalls war in älteren, befruchteten Blüten die Kutikula des Griffelinnern an dieser Stelle meist von der äußerst zarten, das Fruchtknoteninnere auskleidenden Kutikula losgerissen.

Fig. 3, S. 233 stellt einen Narbenkopf vom Stiefmütterchen dar in einer Ansicht, in der man senkrecht in die Öffnung hinein und die Lippe von oben sieht. Bei auffallendem Licht hebt sich die Lippe leuchtend weiß gegen den grüngelben Narbenkopf ab. Das Bild gleicht sehr dem, das Wittrock von der Lippe abbildet. Die Breite der Lippe schwankt auch bei einer Art ziemlich, beträgt aber im Durchschnitt 1 mm. Die Zahl der Zellen, die den Rand der Lippe der Breite nach bilden, hält beim Stiefmütterchen etwa die Mitte zwischen 20 und 30, kann aber auch etwas größer als 30 werden. Von innen nach außen folgen sich beim Pensée meist etwa fünf Zellen aufeinander. Bei Ansicht von oben (Fig. 3) sind, wie auch Wittrock angibt, die Zellen der obersten und untersten Schicht ganz kurz, die zweitobersten und zweituntersten bedeutend länger und die mittleren fast noch mehr in die Länge gestreckt. (Wittrock, S. 19, Fig. 19 und 20, Taf. 1.) Die wirklichen Zellengrößen kann man aber nur bei Schnitten, wie z. B. Taf. VII, Fig. 3, erkennen. Danach müssen allerdings die beiden obersten Zellen (1, 2) kurz erscheinen, aber nicht so sehr, weil sie kurz sind, als weil sie von oben gesehen sind und deshalb verkürzt

erscheinen. Die folgenden (3) erscheinen länger, weil man sie, so weit sie nicht verdeckt sind, von der Seite sieht, die unterste Zelle (4) erscheint aber nur deshalb kurz, weil sie von 3 verdeckt wird, in Wirklichkeit ist sie die längste. (Taf. VII, Fig. 3.) Bei Textfig. 3 sieht man innerhalb des kutinisierten Kragens den Schleimring. Seiner Entstehung nach muß er auch über die Borsten der Lippe hinweggehen, wenigstens solange, als nicht ein Insektenrüssel ihn zerstört hat. Das ist der Grund, warum Wittrock, der die Lippe genau zeichnete, nichts von den Borsten entdeckte. Sehr schön sind die Borsten übrigens an alten, schon befruchteten Blüten zu sehen. Dort ist der Schleim, der den Pollenkörnern, wie wir noch sehen werden, zum Keimbett dient, verschwunden, und die Borsten treten frei zutage. Man kann die Borsten aber auch an jüngeren Blüten gut sehen, wenn man die Lippe von innen betrachtet, nachdem der Schleim zuvor mit einer Nadel entfernt wurde. Zu dem Zweck schneidet man die Oberseite des Narbenkopfes weg. Man sieht dann sehr gut sowohl die Borsten wie auch die Membranlamelle, an der die Lippe hängt, mit ihren leistenförmigen Verdickungen.

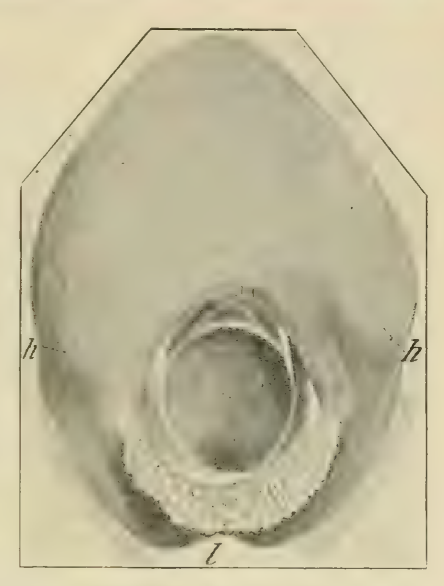


Fig. 3. Narbenkopf vom Pensée von vorn; h Höcker zu beiden Seiten der Narbenöffnung, l Lippe. Vergr. ca. 50.

Mit der Bildung der Anschwellung ist aber die Ausbildung des Narbenkopfes noch nicht beendet. Bei allen Arten des *Tricolor*-Typs, außerdem bei Viola Rydbergii, bilden sich basalwärts von der Narbenöffnung zu beiden Seiten zwei stark behaarte Wülste aus (siehe Textfig. 4). Sie entstehen dadurch, daß sich die Epidermis an diesen Stellen infolge stärkeren Wachstums vom Grundgewebe abhebt. Durch diese processus maxillares, wie Wittrock sie nennt, setzt sich der Kopf scharf

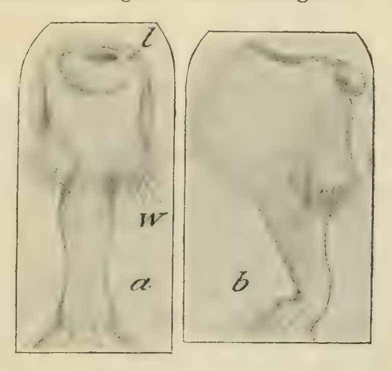


Fig. 4. Viola cornuta. Griffel mit Narbenkopf. a von unten, b von der Seite, W die seitlichen Wülste („processus maxillares“). Vergr. 16.

gegen den übrigen Griffel ab. Da aber dieser von den Konnektivfortsätzen eng umschlossen wird, so ruht der ganze Kopf mit seinen „Kinnbacken“ wie auf einem „Vatermörder“ der Biedermeierzeit (Fig. 5). Der Zweck dieser Einrichtung, wie des Kopfes überhaupt, ist nach H. Müller (1881, S. 151, 152) der, das Hineingleiten des Griffelendes in den Konnektivkegel und damit Selbstbestäubung zu verhindern. (Siehe aber S. 245.)

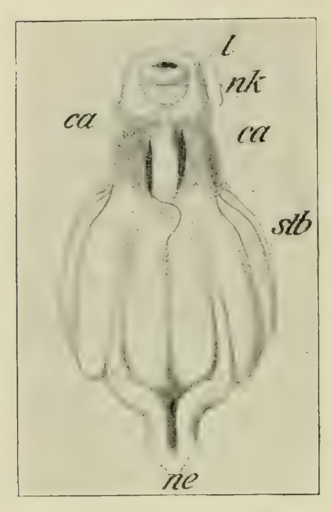


Fig. 5. Viola olympica. Geschlechtsorgane von unten; durch die Lücke zwischen den beiden unteren Konnektivlappen ca gelangt der Pollen in die Pollenkammer. Bedeutung der Buchstaben wie in Fig. 1.

Alle Arten des *Tricolor*-Typs zeichnen sich durch eine besonders starke Schleimabsonderung aus. Bei ihnen sind die Zellen der Innenepidermis stark epithelartig ausgebildet (siehe Taf. VII, Fig. 4) und weisen außerdem einen sich wesentlich stärker färbenden plasmatischen Inhalt auf. Wir werden später sehen, daß die Formen, bei denen keine so auffällige Schleimabsonderung stattfindet, wesentlich flachere Innenepidermiszellen haben, die bei einigen sogar noch zwei bis viermal länger sind als hoch. Es ist deshalb wahrscheinlich, daß die Schleimabsonderung mit dem Bau der Epidermiszellen in genetischem Zusammenhang stehen, wie ja bei Drüsen, Nektarien usw. eine epithelartige Anordnung der Sekretzellen häufig zu treffen ist. Welchen Zweck diese reiche Schleimabsonderung für die Pflanze hat, werden wir weiter unten bei der Besprechung der biologischen Verhältnisse zu untersuchen haben.

Von den morphologischen Unterschieden im Bau des Griffels bei den einzelnen Unterarten der Sammelart tricolor ist biologisch wichtig vor allem der in der Lage der Narbenöffnung zum unteren Kronblatt und damit zusammenhängend in der Größe der Lippe, während die übrigen Unterschiede, z. B. in der Größe der Narbenöffnung, nicht ohne weiteres teleologisch zu deuten sind. Die Zusammenstellung in Fig. 6 läßt die beiden genannten Faktoren leicht zur Geltung kommen. Die größte Lippe, absolut und relativ, finden wir beim Pensée. Da liegt auch die Öffnung am weitesten gegen die Kuppe des Narbenkopfes. Am kleinsten ist die Lippe bei arvensis, wo sie in seitlicher Ansicht kaum noch als kleiner Höcker zu erkennen ist. Hier liegt die Öffnung am meisten dem unteren Kronblatt zu. Die beiden übrigen Formen, alpestris und dunensis, liegen zwischen

diesen beiden Extremen, und zwar so, daß alpestris mehr dem Stiefmütterchen, dunensis mehr der Arvensisform nahe kommt. Die Narbenöffnung ist oval bis kreisrund.

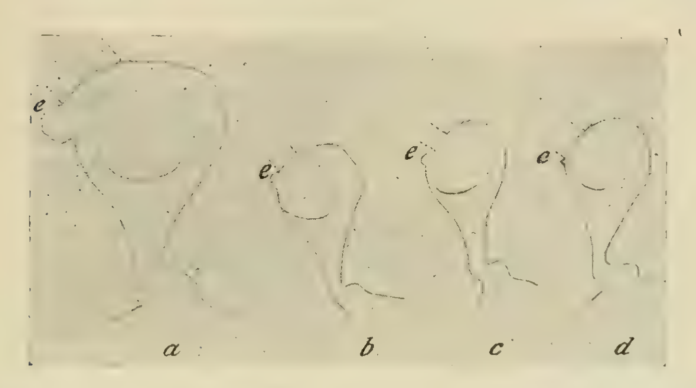


Fig. 6. Vier verschiedene Griffelformen von der Seite: a Pensée, b V. tric. alpestris, c V. tric. dunensis, d V. tric. arvensis, l Lippe; die gestrichelten Linien deuten die Richtung an, in die die Öffnung zeigt. Vergr. 8.

In Textfig. 3 (S. 233) liegen rechts und links von der Öffnung zwei wulstförmige Höcker h. Besser noch sieht man sie, wenn man auf das Scheitelende des Kopfes, und zwar gerade über das Loch hinweg, auf die Lippe sieht. Die Ausbildung dieser Höcker schwankt ziemlich, ist aber immer sehr deutlich. Wir finden sie wieder bei V. tric. dunensis und alpestris, aber wesentlich schwächer; bei V. tric. arvensis fehlen sie vollkommen. Der Zweck dieser Vorrichtung dürfte der sein, die Narbenöffnung vor dem eigenen Pollen noch mehr zu schützen. Hierzu würde gut übereinstimmen, daß arvensis, deren Narbenöffnung nicht von solchen Höckern geschützt ist, sich selbst befruchtet.

2. Viola cornuta.

Den Griffel dieser Art beschreibt Wittrock wie folgt: Caput pistilli elongatum, processibus maxillaribus valde hirsutis, orificio stigmatis subparvo prorsum vergente. Fig. 4 (S. 233) möge das erläutern. Der Narbenkopf ist stark seitlich zusammengedrückt. Ein sagittaler Längsschnitt zeigt aber, daß die Öffnung nicht klein, sondern im Verhältnis zum Narbenkopf groß ist. Biologisch wichtig ist, daß die Öffnung fast vollständig nach vorne gelegen ist, insofern, als dadurch wirksam verhindert wird, daß eigener Pollen in sie gelangt. Auffallend ist an dieser Art die Ausdehnung der Partie degenerierenden Gewebes, die sich von der Lippe nach abwärts erstreckt. Von außen ist diese Partie als ein durchscheinender und deshalb dunkler Fleck

dicht basalwärts der Lippe zu sehen[1]). Durch den Schleim wird die Kutikula der Innenfläche in ihrer ganzen Ausdehnung auch hier abgehoben. Im übrigen gleicht V. cornuta, was den Bau des Stempels anbetrifft, den Tricolorformen sehr.

3. Viola gracilis.

Nach dem Bau der Blüte, den ich allein verglichen habe, paßt die unter diesem Namen von Haage und Schmidt, Erfurt, bezogene Art gut zu der Beschreibung, die Becker für Viola gracilis gibt, so daß ich annehme, daß es sich bei der untersuchten Art wirklich um V. gracilis oder eine ihr sehr nahe stehende Art handelt. Interessant an dieser Art ist besonders zweierlei. Die Narbenöffnung, die ziemlich klein und queroval bis bohnenförmig ist, liegt ganz am vorderen Ende des Narbenkopfes und zeigt in der Blüte infolgedessen ganz nach vorn. Man sieht deshalb direkt in die Öffnung, wenn man von vorn in die Blüte schaut. Die Art hat ferner von allen untersuchten die längste Lippe; sie ist ausgesprochen fächerförmig (Fig. 7). Bei seitlicher Ansicht ragt sie weit über die Oberfläche des Narbenkopfes hervor. In einem bestimmten Fall war das Verhältnis der Breite der Lippe und des Kopfes bei Ansicht von der Seite gleich 25 zu 45″. Fig. 2 (S. 230) gibt einen Längsschnitt durch den oberen Teil des Griffels, gemacht durch eine noch nicht geöffnete Blüte. Interessant ist der Schleim, der hier besonders am oberen Rande schon reichlich gebildet ist. Durch die Behandlung mit Alk. abs. ist er natürlich stark geschrumpft und hat wabige Struktur angenommen. Auffällig scharf ist hier infolge der Safraninfärbung die Grenze zwischen degenerierendem und normalem Gewebe zu sehen. Die Lippe, die sich nur schwach färbte, erscheint deshalb auch nur angedeutet. Man kann aber ihre wesentlichen Umrisse und auch die Membranlamelle, an der sie hängt, gut sehen. Die Innenkutikula ist schon abgehoben und liegt im unteren Teil des Griffels. Auffallend ist hier die epithelartige Ausbildung der Innenepidermis.

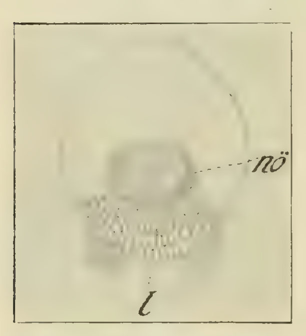


Fig. 7. Narbenkopf von Viola gracilis von vorn; man sieht im Grunde der Narbenöffnung die abgehobene Innenkutikula.

[1]) Das ist nicht der z. B. beim Gartenstiefmütterchen vorkommende „triangelförmige Fleck“ Wittrocks (S. 18). Der erstreckt sich an der Unterseite des Griffels meist von der Höhe der seitlichen Vorsprünge — processus maxillares — basalwärts bis etwa zur Mitte des Griffels und besteht aus Epidermiszellen, deren Inhalt mit einem blauvioletten Pigment versehen ist.

4. Viola declinata.

Die Art zeigt im Bau des Griffels in den in Betracht kommenden Merkmalen keinerlei Besonderheiten vor den besprochenen, so daß wir uns mit diesem Hinweis begnügen können.

Alles in allem zeigen die beschriebenen Arten so viele Ähnlichkeiten im Bau des Griffels, daß wir berechtigt sind, die biologischen Verhältnisse des *Tricolor*-Typs zusammen zu betrachten.

b) Biologie.

Angesichts der oben gegebenen Beschreibung des Baues der Lippe wird es uns nicht schwer, anzunehmen, daß sie die Bedeutung, die Hildebrand ihr zuerst zuschrieb, wirklich hat. Versuche sollen unsere Annahme belegen. Schon Correns war gelegentlich seiner Versuche mit Viola tricolor zu der Überzeugung gekommen, daß die von Hildebrand gegebene Deutung richtig sei. Auch er hatte bei Versuchen mit fremden Pollen (Verbascum spec.) direkt gesehen, wie die Lippe von der Oberfläche eines eingeführten Haares die Pollenkörner abkratzt, und wenigstens zum Teil beim Zurückziehen der Borste in die Narbenöffnung hineinbefördert. Ich selbst stellte nun zunächst denselben Versuch an, und zwar ebenfalls am Gartenstiefmütterchen. Zur genaueren Beobachtung hatte ich durch grobes Halbieren die Blüte so geöffnet, daß der Stempel mit den ihn umhüllenden Staubfäden einseitig frei lag. Das untere Kronblatt wurde nur soweit weggenommen, daß die Rinne noch unverletzt blieb. So konnte man genau die natürliche Lage der Teile erhalten und hatte dabei die Möglichkeit, ihr Funktionieren genau zu beobachten. Führte ich in eine so vorbereitete Blüte in Nachahmung eines Insektenrüssels ein vorn angespitztes Roßhaar ein, so konnte ich leicht unter dem Binokularmikroskop beobachten, wie die Lippe sich eng an das Haar anschmiegt und es dadurch an seiner Oberfläche mit Schleim beschmiert, der, wie oben beschrieben, auf den Borsten der Lippe liegt. Gelangt dann das so präparierte Haar in die „Pollenkammer", so wird es über und über mit Pollen bedeckt, auch an den Stellen, wo sich kein Schleim befindet. Das Haar wurde dann bis auf den Grund des Sporns geführt, bedeckte sich dabei natürlich weiter mit klebriger Substanz und auf dem Rückwege mit Pollen. Durch das Zurückziehen wurde nun jedesmal die Lippe gegen die Öffnung gedrückt. Der anhaftende Pollen blieb aber, wohl durch die Bestreichung mit Schleim, zum größten Teil am Haare haften. Einen solchen mit Pollen beladenen künstlichen Rüssel führte ich in eine andere unbestäubte Blüte ein, die ich dabei unter dem Binokular von vorne betrachtete. Hier sah ich deutlich, wie sich die Lippe beinahe von drei

Seiten um den „Rüssel“ legte und fast sämtlichen oben anhaftenden Pollen abkratzte. Bestünde die Lippe nicht aus Borsten, sondern nur aus beweglichen Papillen, so würde gerade wie beim Herausziehen auch beim Hereinführen des Rüssels nur wenig Pollen abgekratzt werden.

Wir haben oben (S. 231) beschrieben, wie bei der Entwickelung der Bürste zwischen den einzelnen Borsten jedesmal eine besondere als „Aufrißlinie“ bezeichnete Reihe inselförmiger Flecke oder eine zusammenhängende dünne Linie auf den Seitenwänden der Zellen von der Kutinisierung frei bleibt. Um einen Anhalt für die biologische Deutung dieser Einrichtung zu gewinnen, wollen wir uns die einzelnen Phasen des Bestäubungsvorganges vergegenwärtigen: Beim Ansetzen des Insektenrüssels an die Lippe befinden sich die Borsten noch in der durch die Größe der ursprünglichen Zellen bedingten Entfernung voneinander, stehen untereinander parallel und zeigen $\pm$ gegen das Innere der Narbenhöhle. Wenn nun der Rüssel beginnt sich an der Lippe vorbeizuschieben, so biegt sich die Lippe in ihrer Gesamtheit so nach außen um, daß jetzt die Borsten sich mehr oder weniger dem Rüssel zuwenden. Dabei dient die biegsame Kutinlamelle unter der Lippe als Gelenk. Unterstützt wird dieser Vorgang dadurch, daß die Zellen der Lippe durch kleine Ausstülpungen rauh sind (siehe S. 229). Die Folge dieser Umbiegung wird sein, daß zunächst die äußerste Borstenreihe an dem Rüssel ansetzt. Da die Borsten bei ihrer Dicke nur in geringem Maße biegsam sind, werden sie ziemlich scharf beim weiteren Vordringen des Rüssels an diesem vorbeikratzen. Durch den starken Zug reißen endlich die Kutinlamellen zwischen den Borsten der ersten und zweiten Reihe in den Aufrißlinien und die erste Reihe kann weiter nachgeben. Mittlerweile berührt der Rüssel die zweite Borstenreihe, sie wird dieselben Prozesse durchmachen wie die erste, und so fort bis zur letzten. Ist dann der Rüssel soweit hineingeschoben, daß auch die letzten Borsten ihn berühren, so hat, wie man bei Versuchen unter dem Binokular leicht sehen kann, die Lippe durch den erweiterten Borstenzwischenraum eine wesentlich größere wirksame, d. h. kratzende Fläche als zuvor. Der Nutzen dieser Einrichtung scheint mir im folgenden zu liegen:

Durch die anfänglich geringere Schmiegsamkeit der Bürste ist ein scharfes Ansetzen derselben an den Rüssel garantiert. Das ist um so notwendiger, je weiter der Weg ist, den die Biene mit ihrem mit Pollen beklebten Rüssel von einer Blüte zur anderen zurücklegt, da dann leicht der Pollen durch Eintrocknen des Schleimes sehr fest an dem Rüssel haftet. Durch die nachträgliche Erweiterung des Zwischenraumes zwischen den Borsten ist aber eine größere Schmiegsamkeit des Ganzen gegeben und damit die wirksame Fläche ver-

größert. Ich kann der Lippe keinen „kaum nennenswerten Grad“ von Schmiegsamkeit zuschreiben, habe vielmehr in allen Fällen gefunden, daß sie höchst schmiegsam ist. Nach der oben gegebenen anatomischen Beschreibung ist das ja auch verständlich.

Durch mehrmaliges Aus- und Einschieben des Rüssels kann man, wie schon Hildebrand beschrieben, die Narbenöffnung ganz mit Pollen anfüllen. In der Natur kommt ein solches mehrmaliges Ein- und Ausschieben desselben Rüssels nur ausnahmsweise vor, da die bestäubenden Insekten im allgemeinen ihn nur einmal in dieselbe Blüte stecken (Hildebrand, S. 56 Anm.). Wir werden weiter unten sehen, daß ein einmaliges Hineinstecken des pollenbeladenen Rüssels auch zur Befruchtung genügt. Bringt man einen Griffel durch Druck von unten aus seiner Ruhelage, so gelangt er nach Aufhören des Druckes sogleich wieder in dieselbe. Der Sitz dieser Elastizität liegt nach Wittrock in dem Gelenk. Neben diesem Gelenk scheint mir aber auch die Elastizität des Konnektivkegels dazu beizutragen, den Griffel wieder in die Ruhelage zu bringen. Es ist leicht einzusehen, daß die Federwirkung der elastischen Konnektivlappen die kratzende Wirkung der Lippe verstärken kann. Bedingt wird diese Federwirkung der aus einer Zellschicht bestehenden Konnektivlappen durch die allseitige Verkorkung ihrer Membranen und durch besondere Versteifungen derselben.

Beim Herausziehen des Rüssels aus der Blüte wird die Lippe mit dem vorher darauf abgelagerten Pollen gegen den Schleimring gepreßt. Betrachtet man eine solche Blüte einige Zeit nachher, so sieht man den Pollen vollständig von der Schleimmasse aufgenommen. Diese hat natürlich dadurch eine entsprechende Volumzunahme erfahren und füllt so fast die ganze Öffnung aus. In dem Schleim, der als Keimbett dient, keimen die Pollenkörner alsbald aus, so daß man sie auf Schnitten leicht in allen Keimungsstadien finden kann (siehe auch Hildebrand, S. 55).

Über die biologische Funktion der Lippe habe ich folgende Versuche angestellt: Am 29. 5. 13 wurden 19 Blütenknospen von 15 verschiedenen Pflanzen des Gartenstiefmütterchens durch Gazesäcke abgeschlossen. Am 2. 6. 13 wurden sieben davon durch je einmaliges Einführen eines mit Pollen beladenen Haares bestäubt. (Es wurde dabei so verfahren, daß der beim Herausziehen des „Rüssels“ an demselben haftende Pollen zur Befruchtung der nächsten Blüte benutzt wurde.) Da es in der Zeit häufig sehr stark regnete, lagen bald die Blüten mit ihren Gazesäcken am Boden. Am 6. 6. 13 wurden alle Blüten enthüllt und entblättert. Die künstlich bestäubten Blüten hatten alle sehr deutlich Frucht angesetzt, die sich selbst überlassenen hatten das ebenfalls alle getan, aber die meisten nur schwach, und keine so

stark wie die bestäubten. Der Versuch wurde wiederholt. Diesmal wurden die umhüllten Knospen an daneben gesteckten Stäben befestigt. Am 9. 6. 13 wurden 19 Knospen eingehüllt und am 13. 6. 13 davon sieben Blüten bestäubt wie beim ersten Versuch. Am 16. 7. 13 wurden alle abgeschlossenen Blüten geerntet. Die sieben bestäubten Blüten hatten alle Frucht angesetzt und zeigten in bereits trockenem Perikarp 35, 27, 23, 11 (vertrocknet), 43, 11 und 41 große braune Samen. Von den 12 nicht bestäubten Blüten hatte keine Frucht angesetzt. Aus den Versuchen geht hervor, daß ein einmaliges Einführen eines mit Pollen beladenen „Rüssels" eine Blüte vom Gartenstiefmütterchen befruchten kann, und daß die Blüte im allgemeinen, d. h. wenn nicht starke Erschütterungen und Deformationen sie treffen, nicht imstande ist, sich selbst zu bestäuben.

In derselben Weise wie beim Gartenstiefmütterchen wurden auch mit Viola tricolor vulgaris, V. gracilis, V. cornuta Versuche mit künstlicher Bestäubung gemacht. Zunächst an abgeschnittenen Blüten. In allen Fällen konnte man unter dem Binokular deutlich die Wirksamkeit der Lippe beobachten. Dann wurden, wie beim Stiefmütterchen, auch bei V. cornuta Blütenknospen an der Pflanze umhüllt und später zum Teil künstlich in der beschriebenen Weise bestäubt. Der Erfolg war derselbe: Von fünf Blüten waren zwei bestäubt worden; sie waren die einzigen, die Frucht angesetzt hatten; nach 32 Tagen waren die reifen Kapseln bereits aufgesprungen, während bei den drei übrigen Blüten der Fruchtknoten noch genau so klein war wie bei den anderen noch unbefruchteten Blüten. Daß vor Insektenbesuch geschützte Blüten vom Stiefmütterchen und V. cornuta nicht ansetzen, hat schon H. Müller nachgewiesen (1897). Für die kleinblütige Form V. tric. arvensis fand er jedoch trotz Absperrung Fruchtbildung. Derselbe Verfasser machte auch schon darauf aufmerksam, daß dieses Verhalten der verschiedenen Formen auf der verschiedenen Größe der Lippe[1]) und der Lage der Narbenöffnung zum unteren Kronblatt beruhe.

Wert bekommen diese Versuche erst durch den Gegenversuch. Er wurde aus technischen Gründen nur am Stiefmütterchen gemacht: Vermittels einer Lanzettnadel operierte man an einer frisch gepflückten Blüte die Lippe weg. Nach einiger Zeit, nachdem alle Blütenteile sich wieder in ihrer normalen Lage befanden, wurde die Blüte durch eine mit Pollen beladene Borste „bestäubt", und zwar wurde die Borste zweimal nacheinander eingeführt. Nach dem Prozeß befanden sich nur am äußersten Rande der Öffnung einige Pollenkörner, hingegen

---

[1]) H. Müller nahm an, daß die kleinblütige Arvensisform keine Lippe habe, was aber schon von H. Krämer (1897) richtiggestellt wurde.

nicht auf dem Schleimring. Angesichts nun der für alle großlippigen Arten des *Tricolor*-Typs durch direkte Beobachtung festgestellten Kratzwirkung der Lippe werden wir nicht fehlgehen, wenn wir das Ergebnis des obigen Versuches, daß nämlich beim Fehlen der Lippe der untere Narbenrand von Pensée keine nennenswerte Kratzwirkung ausübt, auch auf die übrigen nicht daraufhin untersuchten großlippigen Arten übertragen. Nun haben wir aber oben gesehen, daß nicht die Existenz einer beweglichen Klappe allein das Abkratzen des fremden Pollens garantiert — denn beim Zurückziehen des Rüssels wurde kaum Pollen von ihm abgelöst. Es ist vielmehr eine ausgesprochene Kratzwirkung der Klappe dazu nötig. Das biologische Experiment hat somit das bestätigt, was wir auf Grund des anatomischen Befundes vermutet haben: Die lippenartige Klappe am unteren Rande der Narbenöffnung bei den Arten des *Tricolor*-Typs ist nicht nur von wesentlichem Einfluß für das Zustandekommen der Kreuzbefruchtung, vielmehr wegen ihrer durch die oben beschriebenen Borsten ermöglichten Kratzwirkung für diesen Zweck unentbehrlich. Die Arten aber, die auf Fremdbestäubung angewiesen sind — eben die großlippigen Arten — verdanken dieser Kratzwirkung ihre ausreichende Befruchtung überhaupt (siehe S. 240). Damit ist die im Anfang aufgeworfene Frage in dem Sinne beantwortet, daß die von Hildebrand zuerst gegebene Deutung der Veilchenlippe die richtige ist.

II. Rydbergii-Typ.

Im äußeren Bau der Blüte unterscheiden sich die Arten des *Rydbergii*-Typs von den besprochenen dadurch, daß hier die Blütenblätter die Geschlechtsorgane nicht so eng umschließen wie bei jenem. Die Narbenöffnung liegt daher nicht so nahe dem unteren Kronblatt wie bei V. tricolor. Deshalb ist auch die Bildung einer allseitig geschlossenen Pollenkammer nicht möglich. V. Rydbergii ist imstande, den Pollen vor Insektenbesuch zu entlassen, weil hier ein Teil der Konnektivlappen der unteren Staubblätter zurückgeschlagen und dadurch der Konnektivkegel eröffnet ist. Bei V. biflora, deren Blüteneinrichtung sonst ähnlich ist, deren Narbenkopf aber noch freier zutage tritt, fehlt diese Möglichkeit.

5. Viola Rydbergii.

Die Art hat ziemlich große weiße Blüten mit blauen Streifen und Flecken. Der Griffel gleicht dem der Melaniumarten so, daß man ihn auf den ersten Blick dem *Tricolor*-Typ zuordnen möchte. Bei seitlicher Betrachtung (Fig. 8) geht der Narbenkopf allmählich in den Griffel über, so daß dieser erst im „Gelenk“ seine dünnste Stelle

erreicht, um sich dann mit breiter Basis dem dicht behaarten Fruchtknoten aufzusetzen. Bei Ansicht von unten (Fig. 8) erscheint der Kopf gegen den Griffel scharf abgesetzt; er ist gerundet dreieckig und trägt an der oben liegenden Ecke eine schwache Kerbe. In der Mitte des Kopfes bemerken wir bei derselben Ansicht einen halbkugeligen Vorsprung, der nach oben glatt abgeschnitten erscheint, umgeben von einer schmalen durchscheinenden dunklen Zone, wie wir sie beim *Tricolor*-Typ unter der Lippe kennen gelernt haben. Von einer Öffnung ist bei dieser Stellung nichts zu sehen. Erst wenn man das Ganze von vorn sieht, bemerkt man an der oberen Seite des Vorsprunges die Narbenöffnung. Die beiden basalen in gleicher Höhe liegenden Ecken des dreieckigen Kopfes tragen einzellige steife Haare, ähnlich wie bei V. tricolor, und sind hohl. Dicht unter dem Kopf ist der Griffel stark seitlich zusammengedrückt, wird dann basalwärts etwas breiter und verläuft in gleicher Breite bis zum Fruchtknoten, so daß er von unten gesehen am Gelenk mehr als doppelt so breit ist als bei seitlicher Ansicht. Einen Längsschnitt durch einen erwachsenen Griffel in der Symmetrieebene stellt Fig. 8c dar. Der halbkugelartige Vorsprung entpuppt sich jetzt als Röhre, die nach oben offen ist und die vordere Öffnung des Griffelkanales darstellt, der sich, enger werdend, in den Fruchtknoten hineinzieht. Eine eigentliche Narbenhöhle, wie bei V. tricolor, ist also hier nicht vorhanden. In Taf. VIII, Fig. 1 sehen wir das vordere Ende des Kanals stärker vergrößert. Schon auf den ersten Blick finden wir eine Ähnlichkeit mit Bildern, die wir vom *Tricolor*-Typ her kennen. Auch hier sind Wände von Epidermiszellen in der charakteristischen Weise verdickt. Die Kutinisierung erstreckt sich auf die Seitenwände; die Stellen, an denen mehrere Zellen zusammenstoßen, sind auch hier am stärksten verkorkt. Doch ist die Größe und Anordnung der Zellen eine andere. Schon die Epidermiszellen, die direkt unter der Röhre und über normalem Gewebe liegen, sind charakteristisch verdickt und

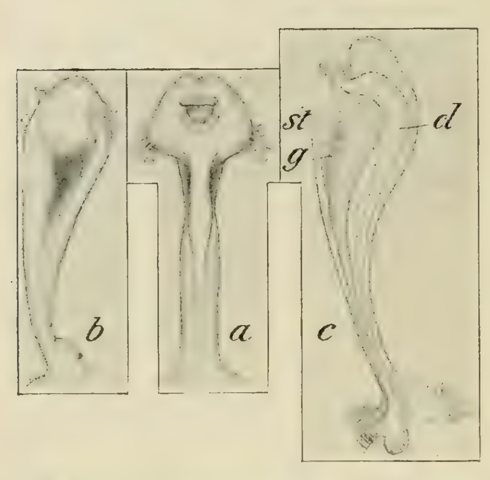


Fig. 8. Viola Rydbergii. Griffel mit Narbenkopf, a von unten, b von der Seite. Vergr. 16. c Längsschnitt durch den Griffel in der Symmetrieebene, cl Innenkutikula, g verbreitertes Ende des Gefäßbündels, st (schraffiert) stärkeführende Region. Vergr. 20.

senkrecht zur Oberfläche verlängert. Darauf folgen in der Richtung auf die Öffnung einige Zellen — entsprechend dem Gelenk der Lippe —, die länger und flacher sind, darauf in zunehmender Größe kutinisierte Schlauchzellen, ähnlich denen der Lippe von V. tricolor. Auch hier entstehen durch Degenerieren der nicht verkorkten Zellenwände borstenähnliche Bildungen. Ganz ähnlich verhält sich der übrige Narbenrand. Ein Unterschied liegt nur darin, daß nach dem oberen Rand zu die Gelenkzellen fehlen, so daß die Zellen der Epidermis hier ohne Übergang zu Zellen der Röhre werden; auch hier wie am unteren Rand sind die Zellen der Epidermis über dem normalen Gewebe ein Stück weit senkrecht zur Oberfläche verlängert und stark kutinisiert. Der Innendurchmesser dieser Röhre beträgt in der Symmetrieebene nur etwa 35 μ, ist dagegen etwas länger in lateraler Richtung, so daß eine Ellipse entsteht. Degenerierendes Gewebe haben wir auch hier; es ist in der Figur schraffiert. Die Folge der Degeneration, vielleicht auch einer besonderen Schleimabsonderung vor derselben, ist eine Ausfüllung des Röhreninneren und der angrenzenden Partie des Griffelhohlraumes mit Schleim. Es ist gut möglich, daß diese Röhre dieselbe Funktion hat wie die Lippe des *Tricolor*-Typs. Sie ist elastisch gebaut und daher wohl imstande, mit den Borsten Pollen vom Insektenrüssel abzukratzen. Versuche hierüber habe ich nicht gemacht.

Die Innenkutikula (cl Fig. 8c) ist auch hier in ihrer ganzen Ausdehnung abgelöst und zeigt beim Übergang in den Fruchtknoten die charakteristische Verdünnung. Wie bei den besprochenen Arten geht auch bei der V. Rydbergii ein Gefäßbündel in der unteren Wand des Griffels nach vorn (g Fig. 8c). Doch teilt es sich bei dieser und den folgenden Arten nicht an seinem oberen Ende wie das Krämer für V. tricolor nachgewiesen hat. In seinem ganzen Verlauf, besonders an seinem gespreizten Ende, ist es von Zellen umgeben, die eine auffällige Menge von Stärkekörnern enthalten (st Fig. 8c), soweit, daß bis auf die Zellen der beiderseitigen Epidermen alle Stärke führen. Es ist gut möglich, daß diese Anhäufung von Stärke bei der Bildung des Schleimes verbraucht wird, in dem die Pollenkörner keimen, und der die Abhebung der Innenkutikula besorgt. Nachgewiesen habe ich den Schleim außer an der Öffnung nicht. Es ist aber möglich, daß er durch die Vorbehandlung verschwunden ist. Im Einklang mit der Schleimbildung steht die Tatsache, daß die Zellen der Innenepidermis im Kopf stark epithelartig ausgebildet sind. Basalwärts erfahren die betreffenden Zellen eine immer stärker werdende Streckung in Richtung der Griffelachse, um schließlich ca. dreimal länger als hoch zu sein.

6. Viola biflora.

Die andere hierher gehörige Art ist V. biflora. In seitlicher Ansicht (Fig. 9a) gleicht der Umriß ihres Stempels sehr dem der soeben beschriebenen Art. Auch hier erscheint der Griffel nach vorn keulig angeschwollen und sitzt nach einer knieförmigen Biegung mit breiter Basis auf dem hier kahlen Fruchtknoten. Die Ansicht von unten (Fig. 9b) zeigt hingegen eine wesentliche Abweichung gegenüber V. Rydbergii. Der Narbenkopf ist hier flach zweiläppig ausgezogen und mit einer Wölbung versehen, die dadurch zustande kommt, daß die Lappen nach vorn und unten etwas umgebogen sind, so, daß der Grund des dadurch entstehenden Sattels vorn tiefer liegt als hinten. Die Narbenöffnung (n Fig. 9) liegt am unteren Rande dieser handtellerförmigen Fläche, ist aber hier so klein, daß sie mit bloßem Auge schwer sichtbar ist. Ein Längsschnitt durch einen solchen Griffel zeigt eine auffallende Ähnlichkeit mit V. Rydbergii, so daß der dort gegebenen Beschreibung kaum etwas zuzufügen ist. Das gilt auch für die Ausbildung des Narbenrandes (Taf. VIII, Fig. 2). Auch hier beginnt die epithelartige Streckung der äußeren Epidermiszellen und ihre charakteristische Verkorkung oberhalb wie unterhalb der Öffnung schon dort, wo sie noch dem normalen Gewebe aufsitzt. Die durch die degenerierenden Zellen bezw. Membranen — deren Zahl geringer ist als bei V. Rydbergii — frei werdenden, kutinisierten Zellwände bilden auch hier eine kragenförmige Umrandung der Narbenöffnung. Die Zahl der den Kragen bildenden Zellen ist nicht so groß wie bei V. Rydbergii. Merkwürdig ist, daß die zum Peristom werdenden Zellen hier weniger schlauchförmig ausgebildet sind als die darunter liegenden Epidermiszellen, die ganz den Eindruck einer sich bildenden Lippe machen. Das alles hindert nicht, daß das Gesamtbild ein auffallend ähnliches ist, wie das aus einem Vergleich von Taf. VIII, Fig. 1 und 2 hervorgeht. Auch in der Ablösung der Innenkutikula und deren Verjüngung beim Übergang in den Fruchtknoten gleicht diese Art der vorigen. Die Zellen der Innenepidermis zeigen im Scheitelende einen vollkommen isodiametrischen Bau, um wie bei V. Rydbergii basalwärts länger zu werden.

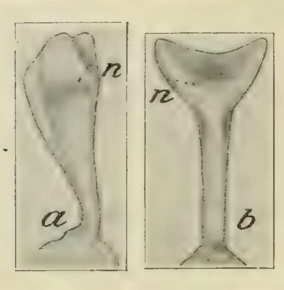


Fig. 9. Viola biflora. Griffel, a von der Seite, b von unten, n Narbenöffnung. Vergr. ca. 20.

Über die Kreuzbefruchtung dieser Art berichtet H. Müller 1881, S. 153. Die Blüten werden „hauptsächlich von Fliegen besucht und befruchtet, die von oben kommend ihren Rüssel unter dem hervorragenden Narbenkopf in den Sporn einführen. Dabei biegen sie den

um den Umdrehungspunkt drehbaren Griffel nach oben, öffnen damit den hier nur lose zusammenschließenden Hohlkegel der Antherenanhänge und bewirken dadurch, daß ihnen etwas von dem glatten pulverigen Pollen auf ihre nach oben gekehrte untere Rüsselseite fällt. In der nächstbesuchten Blüte streifen sie mit derselben Rüsselseite die kleine, schwach vorspringende Mündung an der Unterseite des Narbenkopfes und bewirken so regelmäßig Kreuzung."

Die Verbreiterung des Narbenendes scheint mir bei dieser Art außer dem von H. Müller angegebenen Zweck (S. 234) hier noch den zu erfüllen, den Rüssel den richtigen Weg ins Blüteninnere und vor allem an der sehr kleinen Narbenöffnung vorbei zu führen, um so mehr, als der Narbenkopf von vorn durchaus den Eindruck einer flachen Rinne macht (siehe auch S. 256).

III. Odorata-Typ.

Eine Reihe von Arten, die zur Sektion Nominium gehören, und die ich im folgenden beschreiben will, möchte ich nach dem typischen Vertreter, Viola odorata, unter dem Namen *Odorata*-Typ zusammenfassen. Wir werden sehen, daß sich diese Gruppe in verschiedenen Punkten an die schon besprochenen Arten anreiht, derart, daß sie zusammen eine morphologische, anatomische und biologische Entwicklungsreihe darstellen. Gemeinsam ist den hier zu besprechenden Arten u. a. die morphologische Ausbildung des Griffels. Die Narbenöffnung sitzt nicht, wie z. B. bei V. tricolor oder Rydbergii, an einer kopf- oder keulenförmigen Anschwellung des Griffels, sondern am Ende einer Verjüngung des hakenförmig nach unten umgebogenen Griffelendes.

Außer den untersuchten Arten gehören nach Beschreibung und Abbildung von H. Müller (Alpenblumen S. 151, 152) auch V. arenaria, V. pinnata und V. canina hierher.

7. Viola Jooi.

Dem äußeren Bau des Griffels nach ist am ähnlichsten den schon besprochenen Arten V. Jooi. Der Habitus des Griffels ist in Fig. 10a wiedergegeben. Der Fruchtknoten geht hier im Gegensatz zu den oben besprochenen Arten ohne scharfen Absatz in den Griffel über. Vom Gelenk an nach vorn ist er zunächst stielrund und gleichmäßig dick. Sodann erweitert er sich erst allmählich, dann stärker, um plötzlich mit einer leicht gewölbten Fläche aufzuhören. Am unteren Rande dieser Fläche, die in der Symmetrieebene eine flache Rinne trägt und in einen kurzen Schnabel ausgezogen ist, sitzt die Narbenöffnung. Ein Längsschnitt läßt die schnabelartige Ausbildung des

Griffelendes noch besser zutage treten (Fig. 10b). Von besonderem Interesse ist für uns der Rand der Narbenöffnung. Schon ohne Färbung sieht man an ihm bei etwas stärkerer Vergrößerung auf Schnitten zahlreiche schwach opaleszierende Stellen. Eine starke Rotfärbung dieser Stellen mit Sudan III zeigt, daß wir verkorkte Membranen vor uns haben. Die Rotfärbung erstreckt sich in nächster Nähe des Randes der Narbenöffnung auf alle Wände, nicht nur der Epidermis, sondern auch der beiden darunter liegenden Zellschichten, nimmt dann gegen den Griffel zu allmählich ab, um schließlich allein den Verlauf der an der ganzen Griffeloberfläche stark verdickten Epidermis anzudeuten. Taf. VIII, Fig. 3 stellt ein Stück eines solchen Längsschnittes aus der Nähe der Öffnung dar; die Schraffierung zeigt die Kutinisierung an. Die in der Zeichnung zu oberst gelegenen Zellen liegen der Öffnung am nächsten und sind am stärksten verkorkt. Dadurch, daß bestimmte Partien der Membran von der Verkorkung freibleiben, entstehen langgestreckte Tüpfel, die vielleicht den diosmotischen Verkehr vermitteln können (Haberlandt, Phys. Pfl.-Anat. 1909, S. 107). Schon an diesem Schnitt kann man sehen, daß die Verkorkung nicht regelmäßig von außen nach innen fortschreitet; denn an mehreren Stellen findet sich Korksubstanz ohne Verbindung mit der Kutikula. Einen besseren Einblick in die Verkorkung gewährt ein Querschnitt durch den Griffel in der Nähe der Öffnung (Taf. VIII, Fig. 4). Der Schnitt ist vor der Färbung durch Eau de Javelle seines Zellinhaltes beraubt und zeigt deshalb nur noch die — meist kutinisierten — Membranen. Die Tüpfel sind deutlich zu sehen. Da der Schnitt noch näher der Öffnung liegt, als die höchste Stelle von Taf. VIII, Fig. 3, so zeigt er mehr kutinisierte Wände als jener.

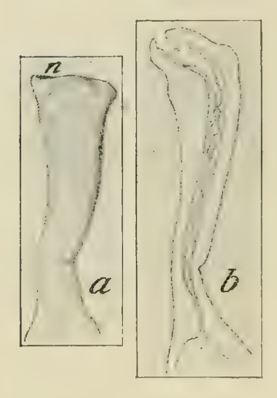


Fig. 10. Viola Jooi. a Griffel, schräg von oben betrachtet, bei n die Narbenöffnung, ca. 12fach vergr. b Längsschnitt durch den Griffel, ca. 15fach vergr.

Taf. VIII, Fig. 4 erinnert stark an die Darstellung des „Kutikularepithels" von Viscum (O. Damm, 1902). Die Entstehung ist in beiden Fällen eine sehr ähnliche, indem die unter der Epidermis gelegenen Zellen, zum Teil unabhängig von den äußeren Kutikularschichten, allseitig, d. h. bis auf einige Tüpfel, sich mit Korksubstanz umgeben. In beiden Fällen hat dieses Kutikularepithel — bei Viola Jooi ausschließlich — mechanische Funktionen zu leisten. Einen Einblick in die Entstehung der Verkorkung gewährt Taf. VIII, Fig. 5, die nach einem weiter von der Öffnung entfernten Schnitt gemacht ist; sie könnte

gerade so gut ein Entwicklungsstadium von Fig. 4 darstellen. Die Verkorkung ist am stärksten an der Oberfläche, dringt aber auch in die Seitenwände der Epidermiszellen ein, dabei dem Lauf der Mittellamelle folgend, wird stärker, wo mehrere Epidermis- und Grundgewebszellen aneinanderstoßen, greift dann auf die ersten Periklinalen und zum Teil auf die ersten Antiklinalen des Grundgewebes über. Unabhängig davon finden wir weiter innen auf der zweiten Periklinale weitere Verkorkungszentren, von denen aus die Verkorkung längs der Mittellamelle in der weiteren Entwicklung allseitig fortschreiten würde, um so den Korkmantel um die Zellen zu schließen. Querschnitte durch den Griffel zeigen, daß an der ganzen Griffeloberfläche die Außen- und Seitenwände der Epidermis wie auch die Seitenwände der ersten subepidermalen Schicht in der besprochenen Weise kutinisiert sind. In vielen Fällen kann man an solchen Zellen an der dem Zellumen zugewandten Seite der Kutikularschichten die Zellulosemembran der Zellen bei Chlorzinkjodfärbung als violetten Streifen erkennen; in den allseitig verkorkten Zellen des Narbenrandes ist das meist nicht mehr möglich, dort ist die ganze Wand verkorkt. Die Innenepidermis des Griffels besteht aus länglichen Zellen, von denen am Rande der Narbenöffnung einige degeneriert sind. Dort erstreckt sich die Verschleimung auch noch auf einige tiefer liegende Zellen. In den übrigen Eigenschaften unterscheidet sich diese Art kaum von den bisher besprochenen. Die Innenkutikula löst sich ab, doch ist von dem die Abhebung verursachenden Schleim an den Schnitten nichts mehr zu sehen.

8. Viola cucullata.

Wie Fig. 11a und b zeigen, geht auch hier der Fruchtknoten allmählich in den Griffel über, erreicht am Gelenk seine dünnste Stelle, um sich bei Ansicht von unten zu einem zylindrischen Rohr zu erweitern, das alsbald eine schwache Auftreibung erfährt. Das apikale Ende bildet eine dreilappige Fläche, deren nach unten liegender Lappen etwas basalwärts herabgezogen ist, so daß die Kopffläche schräg von vorn aufgesetzt erscheint. An dieser unteren Ecke liegt die Narbenöffnung. Bei seitlicher Ansicht (Fig. 11b) erweitert sich der Griffel vom Gelenk an nach vorn stetig, um seine größte Breite in der Höhe der Narbenöffnung zu erreichen. Die gestrichelten Linien in Fig. 11b deuten den bei sagittalem Längsschnitt sichtbaren Verlauf des inneren Hohlraums an.

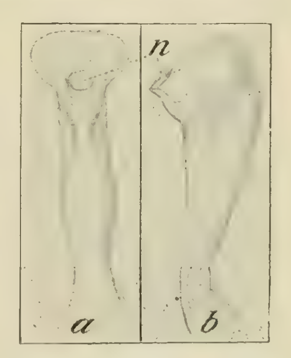


Fig. 11. Viola cucullata. Griffel, a von unten, b von der Seite, n Narbenöffnung. Die gestrichelten Linien deuten den Verlauf des inneren Hohlraumes an. Vergr. 15.

Die Ausbildung des Narbenrandes zeige zunächst ein Längsschnitt durch eine mittelweit entwickelte Knospe. (Taf. VIII, Fig. 6.) Die Epidermiszellen der Außenseite werden gegen den Rand der Narbenöffnung zu kürzer und epithelartiger. Hierbei verhalten sich Ober- und Unterseite fast gleich, nur daß auf der Unterseite die Zahl der so umgestalteten Epidermiszellen größer ist. — Darin bildet diese Art einen Gegensatz zu V. Jooi, wo die Zellen des Narbenrandes in ihrer Gestalt keinerlei Änderungen zeigten. — Hand in Hand mit dieser Umgestaltung geht eine starke Verkorkung der Außen- und Seitenwände, die am Ende auch auf einige Periklinalen übergreift. Beim Übergang nach innen wird die Kutikula plötzlich wesentlich dünner. Schon jetzt sieht man sie sich von der Innenepidermis schwach abheben. Die Zellen der Innen- und Außenepidermis zeigen mit Safranin eine dunklere Färbung, die nur an der Spitze auf einige der inneren Zellen übergreift und dort auch am stärksten ist. Abgesehen von dieser Veränderung ist von einer Degeneration nichts zu merken. Bei Schnitten durch offene Blüten kann man ganz ähnliche Bilder treffen; nur daß die Kutinisierung etwas weiter fortgeschritten ist, und die Innenkutikula sich etwas mehr abgehoben hat. Von degenerierenden Zellen ist dann unter Umständen nichts zu sehen. Schnitte durch andere, äußerlich nicht anders aussehende Griffel können hingegen ein etwas verändertes Bild geben. Es liegt da auf den verkorkten Zellen der Außenepidermis eine sich mit Chlorzinkjod stark blauviolett färbende Masse, die nur durch Verschleimung von Zellen entstanden sein kann. Schon bei dem Schnitt durch die Knospe fällt ein großer Stärkereichtum in allen Zellen des Griffels auf, der sich in erwachsenen Exemplaren noch steigert. Es ist möglich, daß auch hier die Stärke ähnlichen Zwecken dient, wie ich sie bei V. Rydbergii schon angedeutet habe. Die Stärkekörner selbst sind stäbchenförmig.

9. Viola hirta, Viola odorata, Viola Riviniana.

Im Bau und Anordnung des Griffels in der Blüte verhalten sich die drei Arten sehr ähnlich. Sie bilden eine Gruppe für sich, die sich aber in der oben gegebenen Reihenfolge den übrigen Arten des Typs gut anschließt. Der Griffel endet mit einer mehr oder weniger dem unteren Kronblatt zugebogenen Verjüngung, die am Ende die Narbenöffnung trägt. Diese ist etwas vom unteren Kronblatt entfernt. Die Insektenbestäubung dieser, wie wahrscheinlich die aller übrigen Arten des *Odorata*-Typs verläuft etwas anders als beim *Tricolor*-Typ: Der Insektenrüssel streift beim Einfahren in die Blüte an dem nach unten umgebogenen Griffelende vorbei und belegt dabei die Narbe mit Pollen (Knuth). Während aber bei V. tricolor und den verwandten Formen der Pollen von selbst aus dem Konnektivkegel fällt, auch ohne Zutun

des Insekts, ist hier nötig, daß der Insektenrüssel den Griffel ein wenig hebt. Dadurch fällt der Pollen aus dem Kegel auf den Rüssel, der durch die an der Narbe ausgeschiedene schleimige Flüssigkeit klebrig und zum Haften der glatten Pollenkörner geeignet gemacht worden ist (Mac Leod, zit. nach Knuth). Dieser Umstand, und daß die Narbenöffnung sich in einiger Entfernung vom Kronblatt befindet, bewirken, daß Selbstbestäubung unmöglich ist, wie das Sprengel für V. odorata und Darwin für V. canina bewiesen haben (letzterer zit. nach Knuth).

Die morphologischen und anatomischen Einzelheiten im Bau des Griffels dieser drei Arten mögen aus Folgendem ersehen werden.

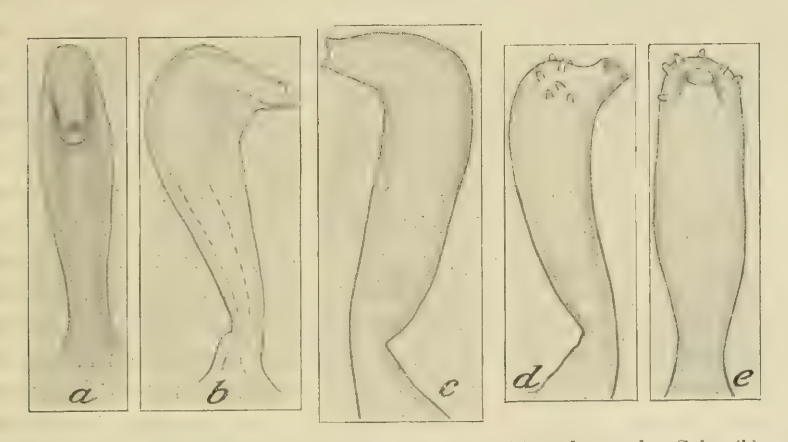


Fig. 12. a, b Viola hirta, Griffel von unten (a) und von der Seite (b). c V. odorata, Griffel von der Seite. d, e V. Riviniana, Griffel von der Seite (d) und von unten (e).

Viola hirta (Fig. 12 a, b). Den Griffel dieser Art kann man sich aus dem von V. cucullata entstanden denken durch Wegfall der dreieckigen schrägen Kopfplatte, was besonders deutlich wird, wenn man beide von der Seite sieht (vgl. Fig. 11). Der Griffel ist stark seitlich zusammengedrückt und verbreitert sich bei seitlicher Ansicht nach vorn stark. Der Schnabel bildet mit dem übrigen Griffel einen rechten Winkel. Die Außen- und Seitenwände der Außenepidermis des Griffels sind gleichmäßig stark verdickt. Am Rande ergreift die Kutinisierung mehrere Zellwände, jedoch bei weitem nicht so stark wie bei V. Jooi (Taf. VIII, Fig. 7). Der obere Rand zeigt solche verstärkte Kutinisierung nicht (Taf. VIII, Fig. 8). Die Verschleimung trifft nur wenige Zellen der Innenepidermis (in Taf. VIII, Fig. 7 punktiert gezeichnet). Dabei ist der Übergang von den normalen zu den degenerierenden Zellen sehr scharf. Die Innenkutikula hebt sich in ihrem ganzen Verlauf schwach ab. Auffällig ist an Längsschnitten die dicke Gewebepartie

unterhalb des Griffelrohres, das in Fig. 12b durch die punktierten Linien angedeutet ist. Die Zellen der Innenepidermis sind im apikalen Teil des Rohres auf der Konvexität desselben fast isodiametrisch, erfahren aber basalwärts eine Streckung in Richtung der Griffelachse, um schließlich zwei- bis viermal so lang zu sein als hoch.

Viola odorata (Fig. 12c). Der Griffel geht allmählich in den Fruchtknoten über. Vom Gelenk an nach vorn erweitert er sich zu einem stielrunden, allmählich dicker werdenden Rohr, das am Ende unter Verjüngung eine scharfe Biegung gegen das untere Kronblatt macht. Die Außenepidermiszellen sind im vorderen Teil des Griffels allseitig kutinisiert. Die Kutinisierung des Narbenrandes ist wie bei V. hirta. Da aber die Degeneration eine größere Menge von Zellen des Narbenrandes trifft, wird hierdurch ein Peristom freigelegt, das wohl geeignet ist, Pollen vom Rüssel eines Insekts abzukratzen. Die Innenkutikula hebt sich nur am Kopf des Griffels stärker ab, im übrigen Verlauf desselben hingegen noch schwächer als bei V. hirta. Die Innenepidermis verhält sich wie bei jener.

Viola Riviniana (Fig. 12d, e). Der Griffel ist dem von V. odorata sehr ähnlich. Nur ist hier der Schnabel kürzer und zeigt mehr nach vorn. Auf der Biegungsstelle trägt der Griffel mehrere ziemlich dicke, kurze Haare. Die Außenepidermis ist wie bei V. hirta, die Kutinisierung des Narbenrandes verhält sich ebenfalls wie bei den beiden anderen Arten. Da die Degenerierung denselben Umfang erreicht wie bei V. odorata, so wird auch hier ein Peristom freigelegt, das zum Kratzen geeignet ist; jedenfalls lagen bei einer bestäubten Blüte zahlreiche Pollenkörner auf dem umgebogenen, unteren Rand der Öffnung. Die Innenkutikula ist im basalen Teil des Griffels noch weniger als bei V. odorata abgehoben. Die Zellen der Innenepidermis sind auch vorn viel länger als hoch.

10. Viola palustris.

Der Griffel dieser Form schließt sich in seinem Bau eng an den von V. Riviniana an (Fig. 13). Seitlich etwas zusammengedrückt, erscheint er bei Profilansicht nach vorn etwas breiter als bei Ansicht von unten. Nach Bildung eines schräg verlaufenden Ringwulstes verjüngt er sich gegen die Narbenöffnung. Diese ist in der Symmetrieebene stark elliptisch gestreckt (vgl. Fig. 13a und b) und zeigt trotz der leichten Abwärtsknickung des Griffelendes vollständig nach vorn. Die Außen- und Seitenwände der Außenepidermis sind wie bei allen beschriebenen Arten stark kutinisiert und verdickt. Das gilt besonders von der Oberseite des Griffels, wo die immer langgestreckten Zellen wesentlich schmäler sind als unten. Auf Querschnitten sieht man denn ein Bild, das sehr an die Zahnbildungen der Epidermis bei V. biflora

und Rydbergii erinnert. Die Kutinisierung der Seitenwände der Epidermis ist leicht an tangentialen Schnitten zu studieren, an denen ein Stück der Epidermis erhalten ist. Man sieht dann senkrecht auf die Seitenwände. Diese sind von zahlreichen Kanälen durchbrochen. Bei radialen Schnitten sieht man auf die Seitenwände der Epidermiszellen; die Tüpfelkanäle erscheinen dann als feine Poren. Ähnliche Bilder kann man an anderen Formen des *Odorata*-Typs leicht erhalten. Der Rand der Narbenöffnung zeichnet sich vor allen untersuchten Arten dadurch aus, daß er hinsichtlich der Kutinisierung nicht im geringsten von den übrigen Zellen der Griffelepidermis abweicht (Taf. VIII, Fig. 2). Durch Degeneration der angrenzenden Gewebepartie wird aber ein kutinisiertes Peristom freigelegt. Die Zellen der Innenepidermis sind überall lang gestreckt. Die Abhebung der Innenkutikula ist gering, aber deutlich sichtbar.

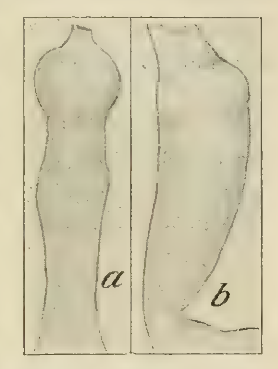


Fig. 13. Viola palustris. Griffel, a von der Seite, b von unten.

Ehe wir den *Odorata*-Typ verlassen, gilt es noch zu untersuchen, ob und inwiefern der Griffel bei diesen Arten für seine Funktion, Pollen von dem Insektenrüssel abzukratzen, anatomisch besonders ausgebildet ist. Der Mechanismus des Kratzens ist hier wesentlich anders als beim *Tricolor*- und *Rydbergii*-Typ. Dort war — am vollkommensten bei der ersten Gruppe — ein besonderer Kratzapparat in Gestalt der gegen den Griffel beweglichen Lippe vorhanden. Beim *Odorata*-Typ fehlt ein solcher Apparat. Für das Abkratzen kommt hier bloß der Rand in Betracht, und zwar nur der untere. Damit aber dieser untere Rand infolge seiner größeren Beanspruchung nicht abreißt und die Öffnung nicht deformiert wird, muß der ganze Rand der Narbenöffnung verstärkt sein. Eine solche allseitige Versteifung finden wir denn auch bei den meisten Formen. Am vollkommensten bei V. Jooi; bei der V. hirta, odorata und Riviniana umfassenden Gruppe ist nur der am stärksten beanspruchte äußerste Rand durch besondere Kutinisierung ausgezeichnet. Diese fehlt bei V. palustris, ist aber hier vielleicht nicht so vonnöten, da die Öffnung fast nach vorn liegt, und infolgedessen die Beanspruchung des Narbenrandes auf Zug geringer ist. Von der besprochenen Funktion des Narbenrandes kann aber beim Fehlen der Klappe nur dann die Rede sein, wenn dieser aus dem Niveau des Griffels heraustritt. Das tut er dadurch, daß er am Ende einer schnabelartig nach unten umgebogenen Verjüngung desselben sitzt. Ein solcher Schnabel wird aber beim Vorbeistreifen des Rüssels

als Hebelarm funktionieren und stellt daher an den Bau des Griffels besondere Ansprüche. Diesen mechanischen Anforderungen wird dieser nun gerecht durch eine starke Kutinisierung der gesamten Epidermis. Die Anforderungen werden um so größer sein, je mehr sich der Winkel, den der Schnabel gegen den übrigen Griffel bildet, einem Rechten nähert. Das tut er am vollkommensten bei Viola odorata. Wir sehen denn auch dort der größeren Beanspruchung gemäß die Epidermis des Kopfes allseitig kutinisiert. Damit haben wir festgestellt, daß auch der Griffel des *Odorata*-Typs für seine biologische Funktion besonders ausgerüstet ist.

IV. Hederacea-Typ.

11. Viola hederacea Labill.

Als letzte und in bezug auf den Griffel einfachste Art reiht sich an die übrigen Viola hederacea an. Hier liegt — eine Fortführung der Reihe tricolor, Rydbergii, odorata — der ganze Fruchtknoten samt den Staubgefäßen frei zutage (Fig. 14a). Der Griffel zeigt keinerlei Anschwellung, sondern sitzt nach einer schwachen Verjüngung an dem gut ausgebildeten Gelenk als zylindrisches Rohr dem Fruchtknoten auf (Fig. 14b). Er ist auch nicht, wie bei sämtlichen übrigen Arten, gegen das untere Kronblatt gerichtet, sondern zeigt geradeaus nach vorn. Daß eine solche Anordnung in anderer Weise funktionieren muß als bei den schon besprochenen Arten ist klar. Wie sie funktioniert, weiß ich nicht, habe auch in der Literatur keine Angabe darüber gefunden.



Fig. 14. Viola hederacea. a Blüte von vorn, schwach vergr., b Stempel von der Seite.

In anatomischer Beziehung schließt sich der Griffel eng an den von V. palustris an: Die überall gleichmäßig stark verdickte Außenkutikula zeigt auch am Rande der Narbenöffnung keine Änderung in der Stärke der Kutinisierung. Wohl aber finden sich degenerierende Zellen, die sich durch farblosen Inhalt und Vergrößerung des Volumens auszeichnen. (Taf. VIII, Fig. 10.) So entsteht auch hier ein wenn auch nur schwach ausgebildetes Peristom.

D. Zusammenfassung und Schluß.

Schon oben wurde gelegentlich auf den Zusammenhang hingewiesen, in dem die einzelnen Typen und Arten untereinander stehen.

Jetzt, wo wir die untersuchten Arten in ihrer typischen Ausbildung überblicken, wollen wir noch einmal auf diese Beziehung eingehen.

Fassen wir gewisse Einzelheiten im Bau der Blüte ins Auge, so können wir die untersuchten Arten nach dem Grad der Ausbildung dieser Merkmale in eine Entwicklungsreihe einordnen. Die Merkmale, um die es sich dabei handelt, sind folgende:

1. Stellung der Blütenblätter zu den Geschlechtsorganen; damit zusammenhängend:
2. Ausbildung der Pollenkammer;
3. die Art des Ausstreuens des Pollens aus dem Konnektivkegel;
4. Ausbildung des Griffels:
   a) Übergang des Fruchtknotens in den Griffel,
   b) Ausbildung des Griffelendes,
   c) Ausbildung des Peristoms,
   d) Umfang und Lage des degenerierenden Gewebes,
   e) Umfang der Schleimbildung und Bau der Innenepidermis,
   f) Verhalten der Innenkutikula.

In der Tabelle S. 254/255 sind diese Merkmale in ihrer Beziehung zu den Hauptvertretern der einzelnen Typen zusammengestellt. Die nicht erwähnten Arten ordnen sich in der Folge, wie sie besprochen sind, der Entwicklungsreihe ein.

Wenn wir die einzelnen Horizontalreihen in der Richtung hederacea-tricolor durchgehen, so folgen wir dabei einer zunehmenden Differenzierung in der Ausbildung der einzelnen Merkmale. Dieser steigenden Kompliziertheit des Baues entspricht eine Vervollkommnung in der Anpassung an Insektenbestäubung, die entsprechend bis zur vollkommenen Abhängigkeit der Pflanzen vom Insektenbesuch führt. Das soll noch kurz erläutert werden.

Die einfachste Blüte, die wir deshalb der Urform am nächsten stehend ansehen können, besitzt Viola hederacea. Der gestreckte, einfache Griffel, der mit dem Fruchtknoten und den Staubblättern frei aus den am Grunde wenig zusammenschließenden Kronblättern herausragt, kennzeichnet die Blüte als primitiv. Dem entspricht auch sonst eine niedrige Anpassungsstufe. Denn sicher ist die kleine Narbenöffnung am Ende des Griffels schwerer von irgend einem Körperteil eines von oben, unten oder von der Seite kommenden Insekts zu treffen, als die von z. B V. tricolor, die an der Stelle der Blüte liegt, die den e i n z i g e n n o r m a l e n Z u g a n g zum Blüteninneren darstellt. Es bedeutet also eine fortschreitend höhere Anpassung gegenüber V. hederacea, wenn bei den Arten des *Odorata-* und *Rydbergii-*Typs die Kronblätter sich mehr und mehr mit ihrem Grund zusammenschließen, so eine Art Röhre um die Geschlechtsorgane bilden, die die Zugangsmöglichkeiten zum Blüteninneren wesentlich herabsetzt und

		Tricolor-Typ	Rydbergii-Typ	
			V. Rydbergii	V. biflora
Stellung der Blütenblätter zu den Geschlechtsorganen.		Die Nägel der Kronblätter, vor allem der seitlichen und des unteren, umschließen die Geschlechtsorgane vollkommen.	Narbenkopf und Konnektivkegel sind freier sichtbar.	Narbenkopf und Konnektivkegel liegen ganz frei; ersterer vom unteren Kronblatt entfernt.
Ausbildung der Pollenkammer.		Pollenkammer gut ausgebildet.	Pollenkammer nicht so gut wie bei tricolor.	Pollen-
Art des Ausstreuens des Pollens aus dem Konnektivkegel.		Pollen wird schon vor Insektenbesuch ausgestreut.	Pollen kann schon vor Insektenbesuch ausgestreut werden.	Pollen kann nur durch Vermittlung des Insekts frei werden.
Ausbildung des Griffels.	a) Übergang des Fruchtknotens in den Griffel.	Der Griffel ist scharf gegen den Fruchtknoten abgesetzt.	Griffel deutlich gegen den Fruchtknoten abgesetzt.	
	b) Ausbildung des Griffelendes.	Narbenkopf, der an der Unterseite eine Narbenöffnung trägt.	Wie bei tricolor, aber alles kleiner.	Narbenöffnung auf der Unterseite einer handtellerförmig verbreiterten Fläche.
	c) Ausbildung des Peristoms.	Ober- und Unterseite verschieden; a oben einfaches Peristom aus verdickter kutinisierter Membran; b unten Lippe mit Membrangelenk.	Unterschied nicht so stark wie bei tricolor; a oben borstiges Peristom; b unten Borsten länger als oben, Gelenk.	Wie bei Rydbergii, nur weniger ausgeprägt.
	d) Umfang und Lage des degenerierenden Gewebes.	Viele Zellen des Narbenrandes, besonders der unteren Seite, degenerieren.	Wenige Zellschichten des Narbenrandes degenerieren.	
	e) Bau der Innenepidermis und Umfang der Schleimbildung.	Alle Zellen der Innenepidermis sind senkrecht zur Oberfläche gestreckt. Starke Schleimbildung, besonders im Narbenkopf	Zellen im vorderen Teil epithelartig, basalwärts länger als hoch. Schleimbildung mäßig.	Etwa wie bei Rydbergii.
	f) Verhalten der Innenkutikula.	Innenkutikula hebt sich vollkommen ab.	Innenkutikula hebt sich nicht so stark ab.	

Odorata-Typ			Hederacea-Typ
V. Jooi	V. odorata	V. palustris	
Wie bei V. biflora.			Die Geschlechtsorgane liegen vollkommen frei.
kammer fehlt bis zum Ende der Reihe.			
Wie bei biflora.			
Griffel geht ohne deutlichen Absatz in den Fruchtknoten über.			
Griffelende mit Narbenöffnung ± scharf gegen das untere Kronblatt herabgebogen.			Narbenöffnung am Ende des geraden Griffels.
Oberseite und Unterseite gleich; mehrere Zellagen unmittelbar an der Narbenöffnung kutinisieren allseitig ohne Gestaltsveränderung.	Geringer Unterschied zwischen Ober- und Unterseite; nur am äußersten Ende des Randes verkorken einige tiefer liegende Zellwände.	Ober- und Unterseite gleich; der Narbenrand zeigt keine besondere Kutinisierung.	Wie bei palustris.
Die Degenerierung trifft gegen das Ende der Reihe immer weniger Zellen des Narbenrandes.			
Streckung der Epidermiszellen und Schleimbildung schwächer als bei Rydbergii.	Zellen fast überall viel länger als hoch, nur vorn an einer Stelle isodiametrisch. Schleimbildung?	Zellen alle langgestreckt.	Wie bei palustris.
Etwa wie bei biflora.	Innenkutikula hebt sich nur ganz schwach ab.		Etwa wie bei odorata, etwas stärker.

die Wahrscheinlichkeit erhöht, daß die Narbe vom eingeführten Insektenrüssel berührt und so mit Pollen belegt wird. Die höchste Anpassung in dieser Hinsicht erreicht der *Tricolor*-Typ. Als weitere Anpassung, die ebenfalls eine zweckmäßige Verengerung des Blüteneinganges zur Folge hat, können wir auch die Ausbildung der Haarwülste am Grunde der seitlichen Kronblätter auffassen[1]). Die Einengung des Blüteneinganges bis auf eine Stelle in der Nähe des unteren Kronblattes hat aber nur dann Wert, wenn die Narbe an diese Stelle rückt. Das wird zunächst dadurch erreicht, daß die Achse des Stempels nicht wie bei V. hederacea nach vorn und vom unteren Kronblatt abgewandt verläuft, sondern sich diesem zuwendet. Wir finden diese Anpassung bei allen übrigen Arten, von V. palustris bis V. tricolor. Ein weiterer Vorteil, und deshalb eine weitere Anpassung, ist darin zu sehen, daß das Griffelrohr am Ende nach unten umgebogen ist, denn dadurch wird die Berührung mit dem darunter herfahrenden Insektenrüssel noch mehr gesichert (V. palustris, Riviniana, odorata, hirta). Bei dieser Anordnung bleibt die Möglichkeit offen, daß das Insekt seinen Rüssel seitlich des Griffelrohres in die Blüte einschiebt, wodurch die Bestäubung in Frage gestellt wird, zumal die Narbenöffnung oft sehr klein ist. Dieser Gefahr sind die höheren Glieder der Reihe dadurch begegnet, daß sie das Griffelende verdickt haben. Wo diese Anpassung am weitesten gegangen ist, beim *Tricolor*-Typ, ist tatsächlich durch diese Verdickung jeder andere Eingang zum Blüteninneren als der unterhalb des Narbenkopfes unmöglich gemacht.

Durch die eben genannten Anpassungen kommt unter dem Geschlechtsapparat ein allseitig geschlossener Raum zustande. Damit ist die Möglichkeit gegeben, den Pollen schon vor einem Insektenbesuch aus dem Konnektivkegel zu entlassen. Das hat den Vorteil, den eingeführten Insektenrüssel möglichst reich und allseitig mit Pollen zu beladen. So kam es zur Bildung der Pollenkammer. Wie das Ausstreuen der Pollen möglich wird, nämlich durch Bildung einer Lücke zwischen den beiden unteren Konnektivanhängen, wurde schon oben näher dargelegt. Die Ausbildung der Verdickung am Ende des Griffels verlegte die Narbenöffnung mehr und mehr in die Ebene des Kopfes. Zugleich fand eine weitere Annäherung des Kopfes an das untere Kronblatt statt. Wenn nun auch hierdurch die Sicherheit der Berührung der Narbenöffnung mit dem Insektenrüssel wächst, so steigt gleichzeitig damit die Gefahr der Selbstbestäubung, zumal durch die

---

[1]) Daß die Haare zugleich als Saftdecke (Sprengel) oder als Haltepunkt für die von oben kommenden Insekten (Delpino, zit. nach Ludwig, 1895) dienen können, ändert daran nichts.

Ausbildung der Pollenkammer. Damit ergibt sich die Notwendigkeit des Schutzes der Narbenöffnung gegen den eigenen Pollen. Das Peristom, das bisher nur kratzende Wirkung ausgeübt hat (hederacea-Jooi) und allseitig ziemlich gleich ausgebildet ist, übernimmt jetzt gleichzeitig den Schutz der Narbe vor dem eigenen Pollen. Zu dem Zweck wird zunächst durch allseitig stärkere Ausbildung des Peristoms ein Kragen rund um die Öffnung gebildet (V. biflora). Da aber die dem Blüteninneren zugewandte Seite der Narbenöffnung am meisten gefährdet ist, so ist eine Bevorzugung des unteren Randes dabei nur zweckmäßig (V. Rydbergii). Diese Bevorzugung wird um so notwendiger, je mehr sich die Narbe dem unteren Kronblatt nähert. Wir finden deshalb beim *Tricolor*-Typ den wirksamsten Schutz in Gestalt einer Klappe am unteren Rande der Narbenöffnung. Damit haben wir einen möglichen Faktor für die Bildung der Lippe ermittelt.

Wichtiger ist natürlich der andere. Er ergibt sich aus der Notwendigkeit einer möglichst sicheren Befruchtung und möglichst reichen Samenbildung. Denn während die weniger angepaßten Arten des *Odorata*-Typs sowie auch V. biflora sich bei mangelndem Insektenbesuch ausreichend durch Bildung kleistogamer Blüten vor Schaden gesichert haben, fehlt diese Blütenart den Arten des *Tricolor*-Typs. Diese sind also in hohem Maße auf Fremdbestäubung angewiesen. Nun ist aber nicht das Wegfallen der kleistogamen Blüten der Grund für die Ausbildung des komplizierten Kreuzbefruchtungs-Mechanismus gewesen. Vielmehr lag wohl die Sache so, daß nur die Pflanzen zugunsten einer aus irgend einem Grunde erwünschteren Allogamie auf Kleistogamie verzichten konnten, die imstande waren, einen so wirksamen Befruchtungsmechanismus auszubilden, daß jene bei eintretendem Insektenbesuch vollkommen gesichert war. Es ergab sich also für sie die Notwendigkeit, schon einen einmaligen Insektenbesuch so auszunützen, daß reiche Samenbildung ermöglicht war. Daß ein einmaliges Einführen des dank der Pollenkammer stark mit Pollen beladenen Insektenrüssels ausreichende Samenbildung ermöglicht, verdankt die Blüte, wie wir oben bewiesen haben, der Ausbildung der Bürsten am unteren Rande der Narbenöffnung. Bei V. biflora und besonders bei V. Rydbergii ist diese Bürste, wie oben beschrieben, anatomisch schon angedeutet. Diese Arten stellen somit das Bindeglied zwischen *Odorata*- und *Tricolor*-Typ dar.

Die übrigen Merkmale, wie gelenkartiger Übergang vom Fruchtknoten in den Griffel, Schleimbildung, Ablösung der Innenkutikula etc. verhalten sich, wie ein Blick auf die Tabelle zeigt, in ihrer fortschreitenden Differenzierung in der Richtung hederacea-tricolor ganz ähnlich wie die schon betrachteten. Auch sie stehen z. T. in direkt sichtbarem Zusammenhange mit einer fortschreitenden Anpassung an

die Sicherung der Kreuzbefruchtung. So können wir z. B. die reiche Schleimbildung beim *Tricolor*-Typ so verstehen, daß dadurch einer möglichst großen Zahl von Pollenkörnern ein Keimbett gegeben ist.

Wir können somit unsere Untersuchungen mit der Aufstellung folgender Hauptergebnisse abschließen:

1. Die untersuchten Arten stellen eine morphologische, anatomische und biologische Entwicklungsreihe dar mit stetigem Übergang von einfachen zu differenziert gebauten Blüten.

2. Die höchstdifferenzierten Blüten (*Tricolor*-Typ) stellen zugleich die höchste Anpassungsstufe dar.

3. Die höchste Anpassung ist zu suchen in der Ausbildung der Lippe als vollkommenes Kratzorgan (Bürste) und als Schutzmittel gegen Selbstbefruchtung (Klappe).

4. Die untersuchten Merkmale stehen größtenteils in innerem Zusammenhang, derart, daß eins das andere bedingt.

II. Teil. Veronica.

A. Einleitung.

Die Gattung Veronica besitzt entomophile Blumen mit verborgenem Honig. Unter den vielerlei Besuchern nehmen zwei einen Vorrang ein: Bienen und Schwebfliegen. Davon sind wieder für die ganze Gattung die letzten die wichtigeren, weil sie die regelmäßigsten Besucher fast aller untersuchten Arten darstellen. Wir finden daher bei einigen dieser Arten bestimmte Anpassungen an diese Dipteren, deretwegen man die Gattung Veronica in die blütenbiologische Unterklasse der Schwebfliegenblumen (Ds) eingeordnet hat.

Von den mancherlei Anpassungen interessieren uns hier in erster Linie die, die ermöglichen, daß die Staubfäden unter dem Druck, den das Insektenbein auf sie ausübt, sich nach abwärts bewegen, derart, daß die Antheren gegen den Bauch des Insekts schlagen: Das Gelenk der Staubfäden.

H. Müller schildert die biologische Einrichtung der typischsten Schwebfliegenblume, Veronica Chamaedrys, wie folgt (Befr. d. Bl. S. 285): „Eine unter dem Fruchtknoten sitzende, gelbliche, fleischige Scheibe sondert den Honig ab, der im untersten Teil der Röhre gehalten und durch Haare, welche von der Kronröhre ausgehen und ihn überdecken, gegen Regen geschützt wird. Die Blumen machen sich durch hellblaue Farbe und Gruppierung zu Trauben von weitem bemerkbar. Dunkelblaue Linien des Kronsaumes und dessen helle Mitte

bezeichnen den anfliegenden Insekten die Honigfundgrube. Antheren und Narbe sind gleichzeitig entwickelt; der Griffel steht schräg abwärts gerichtet über der Mitte des unteren Blumenblattes, die zwei Staubgefäße stehen auseinandergespreizt rechts und links vor den seitlichen Blumenblättern; Bestäubung kann daher bei dieser Stellung der Geschlechtsteile nur durch Insektenvermittelung bewirkt werden. Da das untere Blumenblatt den bequemsten Anfliegeplatz bildet, so wird die Narbe meist zuerst von der Bauchseite des besuchenden Insekts berührt. Wenn dann das Insekt, um zu saugen, mit den Vorderbeinen am Eingange der kurzen Blumenröhre Halt sucht, so faßt es mit denselben regelmäßig die dünnen, leicht nach innen drehbaren Wurzeln der Staubfäden[1]) und ehe es sich versieht, hat es sich die Staubfäden unter dem Leib zusammengeschlagen und seine Bauchseite mit Pollen behaftet. So oft es dasselbe Verfahren auf einer anderen Blüte wiederholt, bewirkt es Fremdbestäubung und behaftet sich aufs neue mit Pollen.“

Eine so vollkommene Einrichtung zur Herbeiführung der Fremdbestäubung finden wir nun keineswegs bei allen Arten. Gibt es doch welche, die auf Fremdbestäubung fast vollkommen verzichtet haben, wie Veronica alpina und V. bellidioides, bei denen spontane Selbstbestäubung in den sich kaum öffnenden Blüten die Regel ist. Andere haben durch örtliche Entfernung von Antheren und Narbe, bzw. durch Dichogamie die Selbstbestäubung wenigstens erschwert oder auch unwahrscheinlich gemacht und sie nur als Nachblüteerscheinung bei ausbleibendem Insektenbesuch behalten. Eine dritte Klasse endlich, die oben geschilderte, hat sich durch noch weitergehende Anpassung an Insektenbesuch — eben durch die Ausbildung des Gelenkes — die Allogamie gesichert, ist aber dadurch auch vom Insektenbesuch abhängig geworden.

Was nun die Untersuchung der ganzen Gattung lohnend macht, ist der Umstand, daß wir hier, wie bei Viola, einen biologischen Apparat auf verschiedenen phylogenetischen Entwicklungsstufen vorfinden. Die untersuchten Arten lassen sich nämlich in eine Entwicklungsreihe einordnen, an deren Spitze Veronica Chamaedrys als die am vollkommensten angepaßte, an deren Ende etwa Veronica arvensis als ursprünglichste Form steht. Diese Entwicklungsreihe ist:

1. Veronica Chamaedrys, 2. V. Tournefortii, 3. V. Teucrium, 4. V. gentianoides, 5. V. Beccabunga, 6. V. longifolia, 7. V. officinalis, 8. V. arvensis, 9. V. bellidioides, 10. V. alpina.

---

[1]) Von mir gesperrt.

Davon wollen wir getrennt behandeln 1—5 als „Arten mit Gelenk“, 6—10 als „Arten ohne Gelenk“.

Das Material stammt z. T. aus dem Freien, z. T. aus dem hiesigen Botanischen Garten.

Aus dem Freien sammelte ich in der Umgebung von Münster V. Chamaedrys, V. Tournefortii, V. Beccabunga, V. officinalis, V. arvensis. Herr Professor Correns stellte mir selbst gesammeltes Alkoholmaterial von V. bellidioides und V. alpina freundlichst zur Verfügung. Die übrigen Arten stammen aus dem hiesigen Bot. Garten; von deren richtiger Bestimmung habe ich mich überzeugt.

Alles Material wurde in Alkohol fixiert und konserviert untersucht.

B. Spezieller Teil.

I. Arten mit Gelenk.

1. Veronica Chamaedrys.

(Biologische Literatur bei Knuth.)

Die Einrichtung der Blüte ist schon mit H. Müllers Worten beschrieben worden (S. 258). Fig. 15a zeigt ein Staubblatt derselben. Auf eine

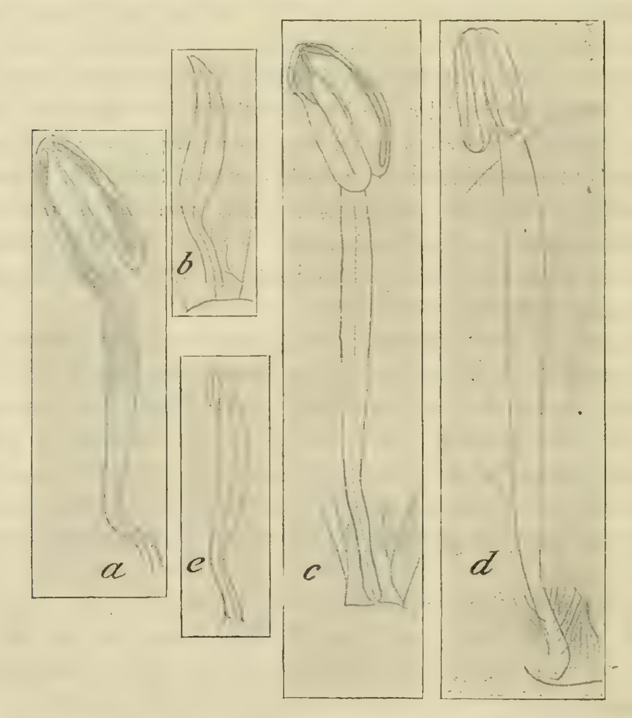


Fig. 15. Staubblätter von Veronica-Arten mit Gelenk: a V. Chamaedrys, b V. Tournefortii, c V. Teucrium, d V. gentianoides, e V. Beccabunga, Vergr. ca. 9fach, nur a 15fach.

kurze Strecke mit der kurzen Kronröhre verwachsen, besitzt es gleich über der Verwachsungsstelle seinen kleinsten Durchmesser, biegt dann scharf nach außen um, um sich gegen das Ende allmählich zu verdicken. Etwas vor dem Ansatz der Anthere erreicht es seine dickste Stelle, um sich dann nach der Anthere zu plötzlich und stark zu verjüngen bis zum Ansatz an das Konnektiv, das um diese Stelle fast wie um ein Kugelgelenk beweglich ist. Die Maße des Filamentes in einem bestimmten Falle waren folgende: Gesamtlänge 4200 μ, Verwachsungslänge 230 μ, Durchmesser der dünnsten Stelle 120 μ, der dicksten Stelle 370 μ.

Die anatomische Untersuchung zeigt nun mancherlei Eigenartiges. Auf einem Querschnitt unterhalb der Verwachsungsstelle (damit bezeichnen wir die Stelle, bis zu der die Verwachsung mit der Kronröhre geht) fällt zunächst eine Unmenge großer Interzellularen im Kronblatt und vor allem im Grundgewebe des Filamentes auf. Die Verbindung zwischen der Epidermis und dem zentralen, das Gefäßbündel umschließenden Gewebe wird stellenweise nur durch radial

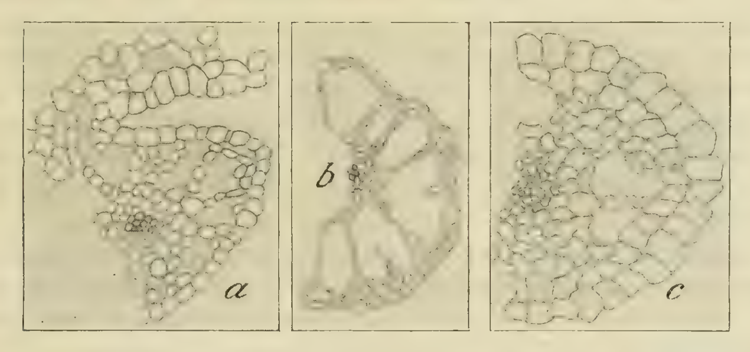


Fig. 16. V. Chamaedrys. a Stück eines Querschnittes durch das Filament einer älteren Knospe unterhalb der Verwachsungsstelle; Interzellularen schraffiert. Vergr. 150. b Querschnitt durch das Gelenk einer fertigen Blüte. Vergr. 280. c Querschnitt durch das Filament einer älteren Knospe etwas oberhalb der dicksten Stelle. Vergr. 150.

verlaufende Reihen einzelner Zellen bewerkstelligt. Fig. 16a zeigt einen Teil eines solchen Querschnittes. Das angrenzende Gewebe der Kronröhre ist hier, d. h. hinter dem Filamentgrunde, wesentlich, zwei- bis dreimal, dicker als in den übrigen Teilen der Krone. Die Filamente sitzen also auf einem starken Gewebepolster.

Von hier aus aufwärts gehend kommen wir an die dünnste Stelle des Filamentes. Das Querschnittsbild (Fig. 16b) hat sich hier nicht viel geändert. Der Umfang ist rund bis schwach elliptisch, die Interzellularen sind noch größer als unten; zwischen hnen bleiben nur noch wenige, ziemlich regelmäßig angeordnete radiale Zellreihen. Die Außen-

wand der Epidermiszellen ist etwas dicker als unten und beträgt 1 μ gegen 0,75 unten, die Größe der Epidermiszellen ist im ganzen Umfang dieselbe. Das Polster im Blumenblatt reicht auch noch in diese Höhe hinauf und zeichnet sich vor dem übrigen Kronblattgewebe durch seine ebenfalls verdickten inneren — dem Filament zu gelegenen — Epidermisaußenwände und durch den Mangel an Papillen aus, in die sonst überall die Epidermiszellen des Kronblattes vorgezogen sind.

Während nun das Gelenk in seiner inneren Ausbildung schon früh angelegt wird und in einer älteren Knospe sich von dem einer fertigen Blüte kaum unterscheidet, macht die dickste Stelle des Filamentes noch während des Aufblühens allerlei Veränderungen durch. Fig. 16c zeigt einen Schnitt, der aus einer älteren Knospe stammt und etwas oberhalb der dicksten Stelle gemacht ist. Die Zellen sind stark vergrößert, die Interzellularen — zum mindesten relativ — verkleinert, auch ist von der Regelmäßigkeit ihrer Anordnung, wie wir sie unten angetroffen haben, nicht mehr viel zu erkennen. Daß die Verdickung wesentlich durch Zellvergrößerung zustande kommt, geht schon daraus hervor, daß sich die Zellzahl der Epidermis auf dem Umfang nicht vermehrt hat. Sie beträgt im Gelenk wie an der dicksten Stelle etwa 43. Anders wird das nun in einer geöffneten Blüte. Die letzte Entwicklung gibt dem Filament seine endgültige Dicke; dabei entstehen im Inneren starke Zerrungen, die zu weitgehenden Deformationen des peripherischen Grundgewebes führen. Ein Bild dieses Vorganges kann uns Fig. 24 S. 271 geben, das ähnliches für V. bellidioides darstellt.

An einem Längsschnitt sieht man, daß die Interzellularen ein System von zusammenhängenden Röhren bilden, die, am regelmäßigsten unten ausgebildet, das ganze Filament durchziehen. Der mittlere Teil des Filamentes besteht aus langgestreckten parenchymatischen Zellen, die die 10—12 zentralen Spiralgefäße begleiten. Solche Längsschnitte, besonders aber die Aufsicht auf die ganzen Filamente zeigen, daß diese in der Umgebung der dicksten Stelle eine stark papillöse Epidermis besitzen. Die Papillen sind dabei regelmäßig so gebaut, daß ihre höchsten Punkte basalwärts, dem Grunde des

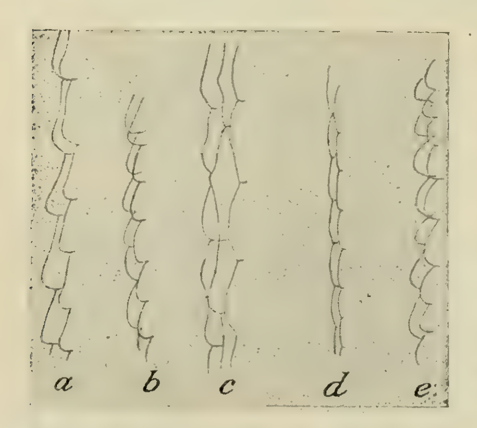


Fig. 17. Filamentpapillen von fünf verschiedenen Veronica-Arten; a V. Chamaedrys, b V. Tournefortii, c V. Teucrium, d V. gentianoides, e V. Beccabunga. Vergr. 125.

Filaments zu verschoben sind (Fig. 17a). Dadurch bekommt das Filament an dieser Stelle eine gewisse Rauhigkeit, wenn man vom Grunde gegen die Spitze darüber wegstreicht. Diese Rauhigkeit mag dazu dienen, den Insekten das Festhalten an den nach unten umgebogenen Filamenten zu erleichtern; denn sie ergreifen sie meist beim Saugen mit allen Beinen.

2. Veronica Tournefortii.

(Biolog. Lit. bei Knuth, außerdem O. Kirchner [1911].)

Im Bau der Blüte stimmt diese Art mit der vorigen gut überein. Die Staubfäden sind aber hier, nur schwach divergierend, nach vorn gerichtet, so daß das Insekt, wenn es sich auf die Filamente setzt, diese unter gleichzeitiger Drehung und Abwärtsbiegung im Gelenk einander so nähert, daß die Antheren unter seinen Bauch schlagen. Die Maße für das Filament, das Fig. 16b wiedergibt, sind folgende: Gesamtlänge 2700 μ, Verwachsungslänge 250 μ; es bleiben daher an „beweglicher Länge" 2450 μ, die dünnste Stelle hat einen Durchmesser von 125 μ, die dickste einen solchen von 450 μ.

Der innere Bau schließt sich dem von V. Chamaedrys vollkommen an. Die Interzellularen stehen in der Größe denen von V. Chamaedrys etwas nach. Die Wände der Epidermis sind an der Gelenkstelle ebenfalls verdickt (1,5 μ); ein Polster, wie es bei V. Chamaedrys beschrieben ist, ist auch hier, nur nicht ganz so stark, ausgebildet. An der dicksten Stelle des Filamentes ist wieder zunächst eine starke Größenzunahme der Zellen, verbunden mit einem relativen Rückgang der Interzellularräume, zu bemerken. Durch Ausstülpungen der Epidermiszellen an der dicksten Stelle entstehen auch hier sehr ausgeprägte Papillen von ähnlicher Ausbildung und Richtung wie bei V. Chamaedrys. (Siehe Fig. 17b.) Die Zahl der Epidermiszellen im Umfang betrug in einem bestimmten Falle im Gelenk 38, an der dicksten Stelle 43. — Ein Längsschnitt bestätigt das auf Querschnitten Gesehene. Die aus einer Zellage bestehenden Wände zwischen den Interzellularräumen bilden dann rosenkranzähnliche Zellreihen. In erwachsenen Blüten tritt auch hier die für V. Chamaedrys beschriebene starke Zerrung im dicksten Teil des Filamentes ein. Sie führt zur Bildung riesiger Interzellularen, während das Gelenk von solchen nachträglichen Änderungen unberührt bleibt.

3. Veronica Teucrium.

Im Juni 1913 überwachte ich bei dieser Art öfter den Insektenbesuch im hiesigen Botanischen Garten. Ich beobachtete Schwebfliegen, Bienen und einmal eine kleine Hummel. Die Schwebfliegen setzen sich meist auf einen Staubfaden, der sich unter der Last des

Insekts herunterbiegt. Sie kriechen dann soweit vor, bis sie mit ihrem Rüssel den Nektar im Blütengrunde erreichen können, saugen und kehren dann um, um sich am Pollen gütlich zu tun. Mit ihren Rüsselklappen bearbeiten sie dabei die geöffneten Antheren so ausgiebig, daß nach ihrem Besuch kaum ein Pollenkorn mehr in den Antherenhälften zu finden ist. Bei dieser Operation kommen sie gelegentlich mit der Narbe in Berührung und können dabei mit gleicher Wahrscheinlichkeit Selbst- und Fremdbestäubung verursachen. Ich habe aber am 4. 6. 1913 morgens 10 Uhr hintereinander mehrere Schwebfliegen beobachtet, die alle von der Seite auf die Blüte flogen, Nektar saugten und Pollen raubten, ohne je dabei mit der Narbe in Berührung gekommen zu sein, so daß der Besuch für die Blüte nicht nur ohne jeden Nutzen, sondern sogar von Schaden war. Ebenso häufig beobachtete ich Bienen. Diese kommen unregelmäßig an die Blüte heran, indem sie über den Blütenstand hinwegkriechen. Dabei fassen sie oft nur das untere Kronblatt und saugen, während sie die Narbe zwischen den Beinen haben, Honig. Ebensooft ergreifen sie das untere und ein seitliches Kronblatt; gelegentlich fassen sie ein Filament und den Griffel und drücken sie sich gegen den Bauch oder ergreifen beide Filamente zugleich. Auf diese Weise verursachen sie Bestäubung; denn wenn sie nach Verlassen einer Blüte über diese hinweg zur nächsthöheren kriechen, kommen sie mit ihrer pollenbedeckten Unterseite in Berührung mit der Narbe dieser nächsten und bewirken, wenn sie schon empfängnisfähig ist, Geitonogamie, Fremdbestäubung aber, wenn sie auf einen anderen Blütenstand fliegen, da sie dann, nach ihrer Gewohnheit bei den untersten Blüten anfangend, zuerst Blüten im weiblichen Stadium antreffen. Doch ist auch Selbstbestäubung nicht ausgeschlossen.

Nach dem Gesagten tritt in der Blüte beim Besuch durch Schwebfliegen wenigstens ein normaler Gelenkmechanismus des Filamentgrundes, so wie wir ihn bei V. Chamaedrys sahen, nicht in Funktion. Da er aber, wie wir sehen werden, morphologisch und anatomisch ausgebildet ist, so bliebe zu untersuchen, ob nicht in ihrer Heimat, die mehr im Südosten liegt, die Blumen von anderen Insekten besucht werden, die ihn in ähnlicher Weise wie bei V. Chamaedrys und Tournefortii auslösen.

Die Dimensionen der Filamente (Fig. 16c) waren in einem bestimmten Falle folgende: Gesamtlänge 5000 μ, Verwachsungslänge 450 μ, mittlerer Durchmesser der dünnsten Stelle 165 μ, der dicksten 385 μ. An der Krone ist ein deutliches Polster vorhanden.

In ihrer anatomischen Ausbildung gleicht diese Art vollkommen den oben beschriebenen Arten. Ein Unterschied gegenüber V. Tournefortii läßt sich kaum feststellen. Die Querschnittsfigur des Filamentes ist rund bis gerundet viereckig oder elliptisch, in einem bestimmten Falle mit

Durchmessern von 150—165 μ. Die Wanddicke der Epidermiszellen des Gelenkes übertrifft die der übrigen Filamentzellen und beträgt ca. 1,5 μ. Ihr kommt die der Polsterepidermis gleich. Die dickste Stelle des Filamentes zeigt auch hier eine starke Vergrößerung aller Zellen, der während des Aufblühens wieder eine starke zentrifugale Zerrung folgt.

4. Veronica gentianoides.

Biologische Beobachtungen über diese Art habe ich in der Literatur nirgends gefunden, bis auf eine Angabe von Loew aus dem Berliner Botanischen Garten, der einen kleinen Käfer, Anthrenus scrophulariae, auf der Blüte gefunden hat (zit. nach Knuth). Ich hatte im Mai 1914 Gelegenheit, im hiesigen Botan. Garten zahlreiche blühende Pflanzen dieser Art und ihren Insektenbesuch zu beobachten. Der bis 60 cm hoch werdende Stengel endet mit einem reichblütigen, ansehnlichen Blütenstand. Die blaßblauen, dunkler gestreiften Einzelblüten besitzen eine Schaufläche von ca. 11 mm Breite und 15 mm Höhe; sie sind im Grunde grün. Zahlreiche Haare schützen den Honig. Ich beobachtete zwei Sippen, eine kurz- und eine langgriffelige; bei der ersten ist der Griffel ca. $^1/_2$ so lang als die etwa 7 mm langen, im Grunde schrägabwärts gebogenen Filamente und zeigt mit seiner Narbe etwas nach oben. Die langgriffelige Form hat ihre Narbe etwa in der Höhe der Antheren. Da die Art aber (nach mündlicher Mitteilung von Herrn Prof. Correns) selbststeril ist, so ist nur Fremdbestäubung von Erfolg. Die Filamente sind am Grunde stark verdünnt und sehr leicht beweglich. Die Insekten — meist Schwebfliegen von verschiedenster Größe — schlagen sich daher wie bei V. Chamaedrys immer, wenn sie von vorn auf die Blüte anfliegen, die Antheren unter dem Bauch zusammen, behaften sich so mit Pollen und verursachen bei beiden Formen Fremdbestäubung. Ähnlich arbeiten Bienen, die auch gelegentlich sich einfanden. Kleine Fliegen raubten nur Pollen.

Fig. 16d zeigt ein Staubblatt aus einer Blüte dieser Art. Die Gesamtlänge des Filamentes in einem bestimmten Falle betrug 7000 μ, die Verwachsungslänge 300 μ, der mittlere Durchmesser des Gelenkes 200 μ, der dicksten Stelle 475 μ. Der anatomische Aufbau des Filamentes ist etwas anders als bei den bisher besprochenen Arten. Fig. 18 gibt einen Querschnitt durch die Anwachsstelle wieder. Auch hier lockern viele Interzellularen das Grundgewebe stark auf. Doch sind sie nicht so regelmäßig wie bei den bisher besprochenen Arten. Dagegen ist die Wanddicke sämtlicher Zellen größer als bisher auf entsprechenden Schnitten. So beträgt bei der Epidermis die Dicke der Außenwand ca. 3,2 μ, die der Seitenwand 1,6 μ und die Wandstärke

der inneren Zellen 1,2 μ. Zu den zahlreichen Haaren, die als Saftdecke aus dem Blütengrund entspringen, kommen hier auch solche, die der Epidermis des unteren Filamentendes entstammen. Das Polster ist auch hier an der Krone stark ausgebildet. Im Gelenk nimmt nun die Wandstärke aller Epidermis- und Grundgewebszellen zu, und zwar beträgt jetzt ihre Wanddicke für die Außenwand der Epidermis ca. 4 μ, für die Seitenwände 3 μ, und für die Wände des peripherischen Grundgewebes 1,5 μ. Fig. 19 gibt ein Stück eines Querschnittes durch ein solches Gelenk bei stärkerer Vergrößerung. Der Übergang in der Wandstärke von den verdickten Grundgewebszellen zu den dünnwandigen, die Gefäße begleitenden Zellen ist ziemlich scharf. Die Interzellularen zeigen eine ähnliche Anordnung wie die der Ansatzstelle. Fig. 19b endlich zeigt ein Stück eines Querschnittes an der dicksten Stelle bei derselben Vergrößerung wie Fig. 19a; die Zellen sind stark in allen Richtungen gewachsen und haben nur sehr dünne Wände (ca. 1,3 μ). Auch hier ist die Oberfläche der dicksten Stelle durch Ausstülpungen der Epidermisaußenwände papillös (Fig. 17d). Doch sind die Papillen hier in der Längsrichtung nicht so vorgezogen, wie bei den bisher besprochenen Arten. Ein Längsschnitt zeigt vor allem, daß die Länge der Zellen im Gelenk am größten ist. Von dort aus nimmt sie nach unten etwas, nach oben stark ab.

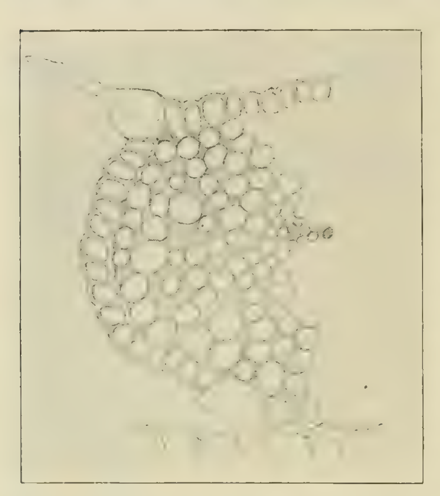


Fig. 18. V. gentianoides. Querschnitt durch das Filament unter der Ansatzstelle. Die Interzellularen schraffiert. Vergr. 150.

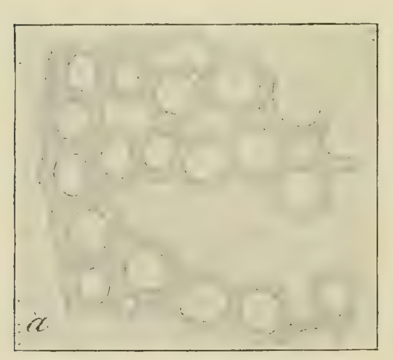




Fig. 19. V. gentianoides. Teil eines Querschnittes durch das Gelenk a und die dickste Stelle des Filamentes b. Vergr. 600.

5. Veronica Beccabunga.

(Literatur bei Knuth.)

Fig. 20 zeigt die Blüte in der Ansicht von vorn und oben. Die beiden Filamente ragen aus der geöffneten Blüte nach vorn, etwas divergierend, heraus und bilden mit dem Griffel drei „Anflugstangen" (H. Müller). Schwebfliegen setzen sich in verschiedenster Weise auf die Blütenteile und verursachen Fremd- und Selbstbestäubung. Erstere am sichersten dann, wenn sie sich auf die drei „Anflugstangen" setzen, weil sie dann die Narbe mit dem von einer anderen Blüte mitgebrachten Blütenstaub belegen. Bei dieser Manipulation biegen sich nach H. Müller die drei Anflugstangen herunter. Fig. 15e gibt ein Bild eines Staubblattes dieser Blüte,

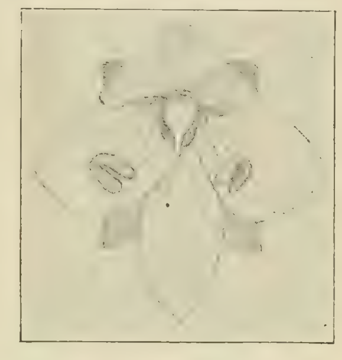


Fig. 20. Veronica Beccabunga. Blüte von vorn und oben.

Fig. 21. V. Beccabunga. Querschnitte, a durch die Ansatzstelle des Filamentes, b durch ein Gelenk mit z. T. gut ausgebildeten Interzellularen (schraffiert), c durch die dickste Stelle des Filamentes. Vergr. 150.

dessen Maße in einem bestimmten Falle waren: Gesamtlänge 3000 μ, Verwachsungslänge 150 μ, Durchmesser der dünnsten Stelle 110 μ, der dicksten Stelle 350 μ. Ein Polster fehlt. Anatomisch setzt Veronica Beccabunga die Reihe fort, die in der Richtung von V. Chamaedrys zu V. gentianoides eine fortschreitende Reduktion der Interzellularen zeigt. Fig. 21 a stellt einen Querschnitt durch die Ansatzstelle des Filamentes dar: Unregelmäßig verteilte Interzellularen von höchstens Zellgröße sind charakteristisch für solche Schnitte. Sie bilden nicht wie sonst der Länge nach Röhren, die sich durch das ganze Filament ziehen; denn mit jedem Schnitt wechselt ihre Verteilung. Im Gelenk nimmt die Größe der Interzellularen nicht zu; man kann sogar Schnitte bekommen, in denen alle Interzellularen kleiner sind als Zellgröße. Interessant ist da der Schnitt Fig. 21 b, der durch ein Gelenk derselben Art geführt wurde. Die eine Hälfte des Bildes zeigt kaum Interzellularen, während die andere Hälfte mit ihrem Interzellularenreichtum an die früher besprochenen Arten erinnert. Diese Interzellularen sind auf einer größeren Reihe von Schnitten zu verfolgen und stellen darum einen Ansatz zur typischen Interzellularröhrenbildung dar. Eine solche Ausbildung der Interzellularen habe ich in mehreren untersuchten Filamenten nur einmal gefunden. Das Grundgewebe der dicksten Stelle (Fig. 21 c) ist äußerst locker, die Epidermis stark papillös (Fig. 17 e). Zerrungen wie bei V. Chamaedrys und den anderen Arten kommen aber nicht vor. Die Zahl der Umfangszellen in einem bestimmten Falle war unten 45, oben 47.

II. Die Arten ohne Gelenk.

6. Veronica longifolia.

Bienen, die auf den langen, dichten und auffälligen Blütenständen von unten nach oben emporkriechen, und Schwebfliegen bewirken infolge der Proterandrie nach Knuth Fremdbestäubung, daneben aber auch Autogamie. Dasselbe beobachtete ich im Sommer 1913 an Pflanzen des Botan. Gartens in Münster.

Ein Staubfadengelenk ist nicht vorhanden, die Filamente sind deshalb steif. Fig. 22 a zeigt ein solches Filament. Seine Gesamtlänge beträgt in diesem Falle 9000 μ, seine Verwachsungslänge 2000 μ, die dünnste Stelle oberhalb der Verwachsung hat einen Durchmesser von 240 μ, die dickste einen solchen von 325 μ. Fig. 23 stellt einen Querschnitt durch den unteren Teil des Filamentes dar. Nur bei ii finden wir zwei normale Interzellularen von mehr als Zellgröße, die beiden großen Hohlräume bei i′ sind durch Auflösung (Zerreißung?) von Zellwänden entstanden. Diese Hohlräume bilden niemals so lange Röhren wie bei den Arten mit Gelenk. Auf Längs- und Querschnitten

bemerkt man im Inneren des zentralen Gefäßbündels einen Luftgang. Die dickste Stelle des Filamentes ist nur wenig dicker als der Grund

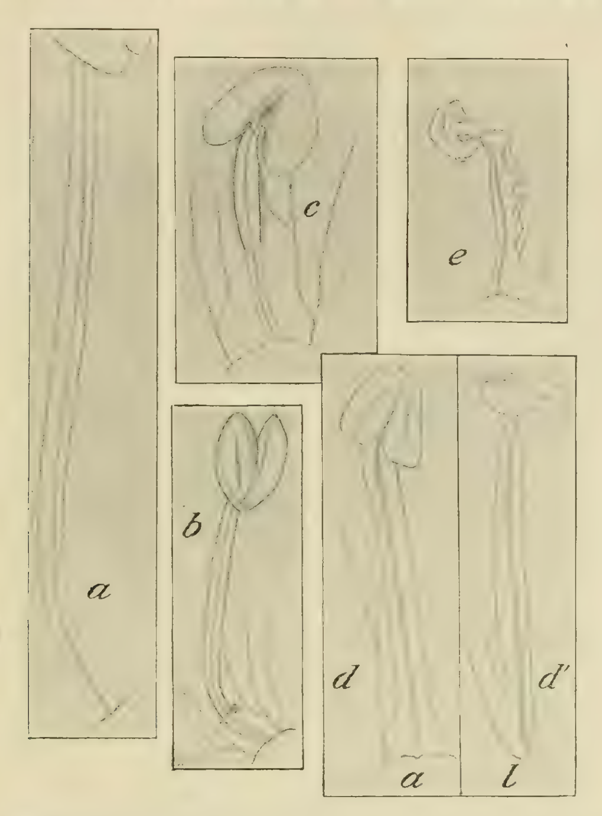


Fig. 22. Staubblätter von Veronica-Arten ohne Gelenk: a V. longifolia, b V. officinalis, c V. arvensis, d, d′ V. bellidioides, e V. alpina. Vergr. ca. 9, nur c 28.

und kommt durch Zellvergrößerung und Zellvermehrung zustande; denn hier finden wir 50 Zellen im Umfang, unten nur 41. Papillen an der dicksten Stelle sind nicht ausgebildet, dagegen macht sich im Gegensatz zu fast allen Arten mit Gelenk eine ziemlich auffällige Ungleichheit in der Zellgröße der Epidermis auf zwei entgegengesetzten Flanken des Filamentes bemerkbar, und zwar sind die Zellen, die an der Kronblattseite liegen, größer als die an der Stempelseite. Bei den Arten mit Gelenk



Fig. 23. V. longifolia. Querschnitt durch das Filament. Vergr. 150.

finden wir nur bei V. Beccabunga eine solche verschiedene Ausbildung der beiden Seiten. Die Wanddicke der Epidermis ist überall gleich und beträgt 1,5 μ. Ein Polster fehlt.

7. Veronica officinalis.

Die Blüten dieser Art werden von den besuchenden Insekten unregelmäßig berührt, wodurch Fremd- und Selbstbestäubung verursacht wird. Bei mangelndem Insektenbesuch ist spontane Autogamie gesichert. (H. Müller, Befr. S. 287.)

Der Staubfadenapparat zeigt alle für V. longifolia charakteristischen Eigenarten und unterscheidet sich nur durch die Dimensionen (Fig. 22b). In einem bestimmten Falle betrug die Gesamtlänge 3000 μ, die Verwachsungslänge 450 μ, d. h. $^1/_7$ der Gesamtlänge; der Durchmesser der dünnsten Stelle war 130 μ, der dicksten Stelle 225 μ. Auch hier fehlen an der Verdickung die Papillen der Epidermiszellen. Der innere Bau stimmt mit dem von V. longifolia überein. Auch hier kommen die dort beschriebenen Zerreißungen von Zellen vor, führen aber ebenfalls nicht zur Bildung längerer Hohlräume. Wie bei V. longifolia ist ein deutlicher Unterschied in der Zellgröße der Epidermis der Vorder- und Rückseite zu bemerken, der unten in der Nähe der Verwachsungsstelle so groß ist, daß dort die Zellen an der Kronblattseite in den Querschnittsdimensionen die der Stempelseite um das Vierfache übertreffen. Der Unterschied geht ein Stück weit am Filament aufwärts, gleicht sich aber dann aus, besonders dadurch, daß jetzt auch die übrigen Zellen und damit der ganze Querschnitt an Größe zunehmen.

8. Veronica arvensis.

Die Art besitzt sehr kleine Blüten, die im ausgebreiteten Zustande eine Breite von nur 5 mm besitzen. Da die Griffel und Staubfäden gleich lang sind und dicht beieinander stehen, ist spontane Autogamie leicht möglich. Insekten können auch Fremdbestäubung vermitteln (H. Müller). Der Bau der Staubfäden ist, wie nach obigem zu erwarten (Fig. 22c). Die Gesamtlänge in einem bestimmten Fall betrug 850 μ, die Verwachsungslänge 350 μ, der Durchmesser der dünnsten Stelle 55 μ, der dicksten 90 μ. Im Inneren finden sich nur wenige, unregelmäßig angeordnete Interzellularen.

9. Veronica bellidioides.

Eine Alpenform, deren Blüteneinrichtung nach H. Müller (Alp. S. 269) „in jeder Beziehung tief unter V. Chamaedrys" steht. Die Blüten werden nur spärlich besucht, und dann bald nach Selbst-, bald nach Fremdbestäubung befruchtet. Bei schlechtem Wetter tritt in den halbgeöffneten, homogamen Blüten spontane Autogamie ein. Fig. 22

stellt ein Staubblatt, von vorn d, und von der Seite d', dar. Bei Ansicht von vorn ist die Breite oberhalb der verbreiterten Ansatzstelle überall ziemlich gleich und beträgt etwa 400 μ. In seitlicher Ansicht erscheint es oben und unten etwas dünner und hatte in einem bestimmten Falle an der dünnsten Stelle unten einen Durchmesser von 275 μ. Die in der Fig. 22 kurz über der Verwachsungsstelle auftretende Verdickung ist, wie man auf Längsschnitten sehen kann, eine lokale Auftreibung der Epidermis, die durch deren stärkeres Wachstum entstand. Solche Höcker auf der Kronblattseite der Filamente sind häufig zu treffen. Die Gesamtlänge des Filaments in Fig. 22d beträgt 3700 μ, die Verwachsungslänge 600 μ. Ein Polster fehlt.

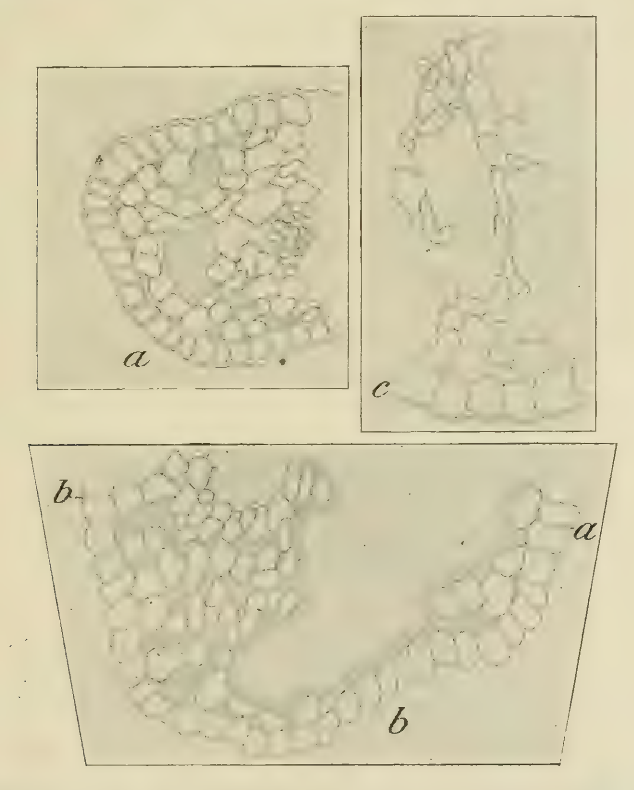


Fig. 24. V. bellidioides. Querschnitte, a durch die dünnste Stelle oberhalb der Verwachsung mit der Krone, b durch die Mitte des Filamentes, c durch die untere Hälfte des Filamentes mit stark gezerrten Zellen. Vergr. bei a und b 150, bei c 300.

Ein Querschnitt durch die dünnste Stelle oberhalb der Verwachsung (Fig. 24a) zeigt unregelmäßig verteilte, verschieden große Interzellularen. Weiterhin fallen eigenartig verzerrte Zellen schon in diesem Schnitt auf. Die Epidermis ist allseitig verdickt und besitzt

an der Außenwand eine Wandstärke von fast 3 μ. Während der Querschnitt an dieser Stelle stark dorsiventral abgeplattet erscheint, gibt ein Schnitt durch eine höher gelegene Stelle, etwa aus der Mitte des Filamentes, ein fast kreisförmiges Bild (Fig. 24b). An der Kronblattseite erfüllt ein gewaltiger Hohlraum die eine Hälfte des Querschnittes, während an der gegenüberliegenden Seite das Grundgewebe als ein gleichmäßiges, sehr lockeres Parenchym ausgebildet ist. Man hat unwillkürlich den Eindruck, als ob Fig. 24b aus Fig. 24a so entstanden sei, daß die Epidermis der einen Seite anfing stark zu wachsen, bis dann der Zusammenhang mit den Grundgewebszellen nicht mehr ausreichte, um dem so entstehenden zentrifugalen Zug stand zu halten, so daß dann die Epidermis sich, gewissermaßen mit einem Ruck, von den Grundgewebszellen befreite, von denen nur einige den Zusammenhang mit ihr bewahrten. Dort, wo der zentrifugale Zug nicht ausreichte, um den Zusammenhang der Zellen zu zerstören, mußten dann starke Zerrungen auftreten. Daß solche in Wirklichkeit aufgetreten sind, geht deutlich aus Fig. 24c hervor, die eine solche Partie aus dem Querschnitt einer etwas tiefer gelegenen Stelle bei stärkerer Vergrößerung darstellt. Wenn die oben beschriebenen Rieseninterzellularen, die sich durch große Strecken des Filamentes hinziehen, auftreten, so liegen sie immer an der Kronblattseite. Wenn sie nicht auftreten, zeugen stark radial gezerrte Zellen dennoch von starkem zentrifugalem Zug. An solchen Stellen erinnert das Bild stark an die Querschnittsbilder der dicksten Stellen der Gelenkformen. Ein Unterschied in der Zellgröße der verschiedenen Seiten ist vorhanden, aber nur schwach zu erkennen. Ein Polster fehlt wie bei allen gelenklosen Formen. Papillen an der Epidermis des Filamentes finden sich nur auf der Kronblattseite.

Ganz ähnliche Verhältnisse zeigt eine andere alpine Art, Veronica alpina.

10. Veronica alpina.

Nur selten wird diese Art nach H. Müller von Insekten besucht und befruchtet sich daher meist selber durch spontane Selbstbestäubung, wobei die Blüten geschlossen bleiben.

Fig. 22e zeigt ein Staubblatt dieser Art von der Seite. Seine Länge beträgt 2000 μ, davon sind 850 μ mit dem Kronblatt verwachsen. Ein Polster fehlt. Auf der Kronblattseite ist das Filament von zahlreichen Falten bedeckt. Das Ganze macht zunächst den Eindruck, als ob es sich um nachträgliche Schrumpfungen handele. Das Auftreten der Kräuselung ist aber zu allgemein, als daß man auf eine Schrumpfung schließen könnte; vor allem widerspricht aber die anatomische Untersuchung einer solchen Annahme. Die Falten sind so-

wohl Längs- wie Querfalten, so daß die Querschnittsbilder stets wechselnde Konturen zeigen. Fig. 25a zeigt ein Stück eines Querschnittes. Die Interzellularen sind in Größe und Verteilung unregelmäßig. Deutlich ist der Unterschied in der Zellgröße der verschiedenen Flanken in der Figur zu erkennen. Das wird noch auffälliger in Längsschnitten (Fig. 25b). Hier beträgt der radiale Durchmesser der Epidermiszellen an der Kronblattseite (a) das Dreifache der gegenüberliegenden Zellen. Die Entstehung der eigenartigen Furchen auf der Kronblattseite der Filamente können wir hier ebenfalls durch stärkeres Wachstum der betreffenden Epidermis erklären. Daß hierdurch im allgemeinen nicht große und lange Interzellularen entstanden sind, liegt vielleicht daran, daß bei V. alpina der Zusammenhang zwischen Epidermis und Grundgewebe stärker ist als bei V. bellidioides.

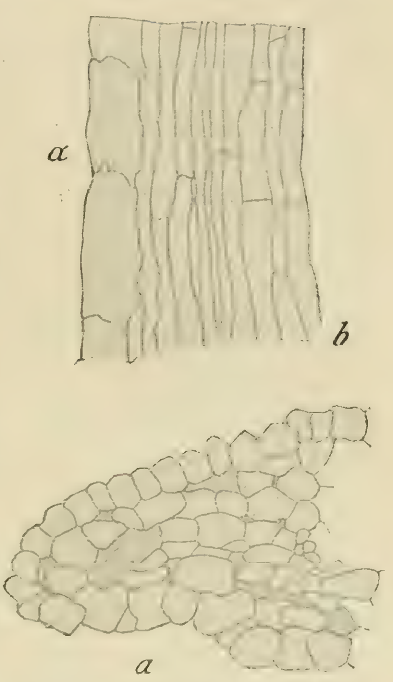


Fig. 25. V. alpina. a Stück eines Querschnittes durch das Filament (Interzellularen schraffiert) und b Stück eines Längsschnittes durch das Filament; bei a Kronblattseite. Vergr. 200.

C. Diskussion der Ergebnisse.

Unserer Aufgabe gemäß wollen wir jetzt untersuchen, in welchem Zusammenhang die soeben beschriebenen anatomischen und morphologischen Merkmale der Veronica-Blüten mit der biologischen Funktion der sie aufweisenden Blütenteile stehen. Es wurde schon oben darauf hingewiesen, daß wir auch hier wie bei Viola eine Entwicklungsreihe aufstellen können, in der die Merkmale in abnehmender Ausprägung auftreten, und zwar ist die Reihenfolge, in der die Ausprägung abnimmt, im allgemeinen die, in der wir die Arten besprochen haben (s. S. 259).

Das Hauptmerkmal für die Stellung einer Art in dieser Reihe ist der Grad der Biegsamkeit bzw. Drehbarkeit des Filamentgrundes.

An der Spitze steht nach den Angaben der Literatur Veronica Chamaedrys mit einem präzise funktionierenden Torsionsgelenk (siehe S. 260). Dasselbe finden wir bei V. gentianoides, nur ist hier die

notwendige Drehung der etwas mehr nach unten zeigenden Filamente nicht so stark. Weniger elegant, aber doch ausreichend, arbeitet das Biegungsgelenk von V. Tournefortii (s. S. 263). Von V. Teucrium und V. Beccabunga liegen keine Angaben über eine wesentliche Gelenkfunktion der Filamentbasis vor. Es sind aber wenigstens Biegungen bekannt, die unter Umständen auch eine Belegung des Insektenbauches mit Pollen zur Folge haben können (s. S. 264). Dabei bleibt dahingestellt, ob nicht V. Teucrium im Freien von Insekten besucht wird, die den anatomisch und morphologisch vorgebildeten Gelenkmechanismus in Bewegung setzen, die ich aber im Botanischen Garten nicht beobachten konnte. Alle übrigen Arten, von V. longifolia bis V. alpina, zeigen bei dem Besuch von bestäubenden Insekten keinerlei nennenswerte Biegungen der Filamente.

Die Funktion des Filamentgrundes als Gelenk, resp. die Steifheit des Filamentes, ist nun geknüpft an seine anatomische und morphologische Ausbildung.

Zum Verständnis dieses Zusammenhanges bedarf es einiger theoretischer Überlegungen:

Wir können die beschriebenen Bewegungen der Filamente physikalisch darstellen durch die Biegung resp. Torsion eines mit einem Ende befestigten elastischen Stabes, auf dessen freies Ende eine biegende resp. drehende Kraft wirkt. Da die Bedingungen für das Zustandekommen dieser Bewegungen zum Teil dieselben sind, so gilt das, was wir jetzt für die Biegung sagen, mutatis mutandis auch für die Torsion.

Die Senkung S des freien Endes eines solchen Stabes von der Länge L und dem Elastizitätsmodul E wird, wenn das auf das freie Ende wirkende Gewicht gleich P ist, ausgedrückt durch die Gleichung

$$S = \frac{L^3}{3q}\frac{P}{E}$$

Darin bedeutet q einen Wert, der vom Querschnitt des zu biegenden Stabes abhängt und bei kreisförmigem Querschnitt gleich $\frac{\pi}{4} R^4$, für einen Hohlzylinder gleich $\frac{\pi}{4} (R^4 - r^4)$ ist, wenn R den äußeren, r den inneren Radius des Hohlzylinders darstellen. Wenn wir nun den Elastizitätsmodul, als durch das Material gegeben, für konstant ansehen, und weiter annehmen, daß der Druck P immer derselbe ist, so hängt die Senkung, damit die Biegsamkeit des Stabes, ab von dem Wert $\frac{L^3}{R^4}$.

Weiter ist die Kurve, die die Achse des Stabes unter der Belastung darstellt, eine parabolische, so daß der Scheitel der Parabel im Befestigungspunkte liegt. Dort ist also die Krümmung am stärksten

und deshalb die Inanspruchnahme der Ober- und Unterseite auf Zug und Druck sowie die Gefahr des Einknickens am größten. Da aber infolge dieser starken Biegung die relative Verschiebung aus der Ruhelage in der Nähe des befestigten Endes am bedeutendsten ist, so ist die Zerrung des Stabes an der Anheftungsstelle sehr stark, so daß ein solcher Stab an seine Befestigung große Anforderungen stellt.

Wir finden also eine Reihe von Bedingungen, die erfüllt sein müssen, wenn für einen solchen Stab eine möglichst große Biegsamkeit und zugleich nach Aufhebung der Belastung ein möglichst sicheres Zurückgehen in die Ruhelage erreicht werden soll.

Betrachten wir nun den uns bekannten anatomischen und morphologischen Bau der Gelenkfilamente unter dem Gesichtspunkt dieser Bedingungen, so finden wir, daß ein großer Teil der Merkmale seine Erklärung als Anpassung an dieselben findet.

Wir verstehen jetzt das starke Gewebepolster, vermittelst dessen die Filamente aller mit ausgeprägtem Gelenk versehenen Arten an der Kronröhre befestigt sind, als Anpassung an die notwendige solide Befestigung. Die Verdickung der Epidermis im Gelenk erklärt sich jetzt so, daß die Pflanze dadurch einer Zerreißung des Filamentes an der bei der Biegung am meisten beanspruchten Stelle sowie der Gefahr der Einknickung begegnet. Beide Faktoren wirken auch in dem Sinne, ein sicheres Zurückgehen der entlasteten Filamente in die Ruhelage zu garantieren.

Wie nun für die Erreichung einer möglichst großen Biegsamkeit gesorgt ist, geht aus folgender Tabelle hervor, in der die Werte für $\frac{L^3}{R^4}$ als Maß der Biegsamkeit für die einzelnen Arten zusammengestellt sind[1]).

Art	R	L	$\frac{L^3}{R^4}$
1. Tournefortii	60	2450	1135
2. Teucrium	80	4550	2300
3. Beccabunga	55	2850	2530
4. longifolia	120	7000	1654
5. officinalis	65	2550	887
6. arvensis	45	500	30
7. bellidioides	140	3100	79
8. alpina	100	1150	15

[1]) Natürlich wurde für L nicht die Gesamtlänge, sondern nur die „bewegliche“, d. h. die um die „Verwachsungslänge“ verkürzte Gesamtlänge der Filamente benutzt. R ist der Radius an der dünnsten Stelle, die sich allein biegt. Der durch die Nichtberücksichtigung der dickeren Stellen gemachte Fehler wird für unseren Fall dadurch aufgehoben, daß alle Filamente solche unbiegsame Verdickungen in ungefähr gleicher relativer Ausdehnung besitzen.

Die Zahlen in der letzten Spalte zeigen nun zwar, daß die Senkung des freien Endes bei den Gelenkarten im Durchschnitt wesentlich größer ist als bei denen mit steifem Filament, lassen sich aber nicht direkt verwerten; denn es kommt ja nicht auf die Größe des Weges an, den das freie Ende macht, sondern vielmehr auf die Größe des Winkels gegen die Ruhelage. Diese Winkel für die einzelnen Arten zeigt Fig. 26. Sie ist so gemacht, daß auf

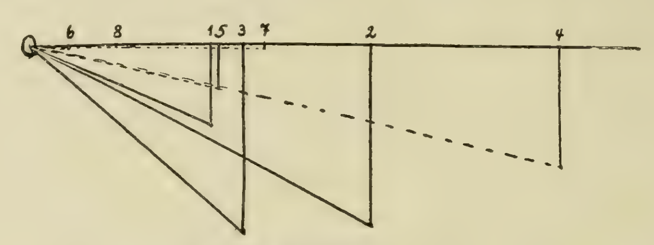


Fig. 26. Erklärung im Text.

der Horizontalen die „beweglichen Längen" in Zentimetern abgetragen sind, und zwar vom festen Punkt in 0 an, so daß die Zahlen 1—8 die freien Enden der Filamente darstellen. Die vertikalen Strecken bedeuten die Senkungen der Endpunkte und sind im Verhältnis der Werte für $\frac{L^3}{R^4}$ aufgetragen. Verbindet man dann die Endpunkte der Vertikalen mit dem Punkte 0, so bildet der mit der Horizontalen eingeschlossene Winkel ein Maß für die Biegsamkeit der Filamente. Dann zeigt die Figur, daß die Winkel bei den Gelenkfilamenten (1—3) durchweg größer sind als bei den gelenklosen.

Nun zeigen die Überlegungen zwar, daß die Filamente von V. Tournefortii, Teucrium und Beccabunga infolge ihrer stärkeren Verdünnung am Grunde biegsamer sein müssen als die in der Tabelle darunter stehenden Arten, trotzdem diese zum Teil (longifolia) viel längere Filamente haben. Doch genügt die dadurch erzielte Erhöhung der Biegsamkeit noch nicht zur Erklärung der Leichtigkeit, mit der z. B. das Filament von V. Tournefortii nach unten umbiegt. Noch weniger können wir so die leichte Torsion des Filamentgrundes bei V. Chamaedrys und gentianoides erklären; denn für die Torsion ist der dem Ausdruck $\frac{L^3}{R^4}$ entsprechende gleich $\frac{L}{R^4}$, würde also relativ geringer ausfallen als bei der Biegung. Wir müssen also noch einen anderen Grund für die vorhandene große Biegsamkeit resp. Drehbarkeit der Gelenkfilamente suchen.

Wir könnten zunächst fragen, warum die Pflanze bei der konstatierten Verdünnung des Filamentgrundes stehen geblieben ist, trotz-

dem der notwendige Grad der Biegsamkeit noch nicht erreicht war. Theoretisch hätte sich ja die Biegsamkeit durch eine weitere Verdünnung des Filamentgrundes noch steigern lassen. Der Grund, weshalb das nicht geschah, ist leicht ersichtlich. Die Verkleinerung des Radius der dünnsten Stelle hat eine Grenze, und zwar ist die durch die Notwendigkeit einer bestimmten Elastizität gegeben; die würde aber durch eine weitere Reduktion des Querschnittes so sinken, daß sie nicht mehr imstande wäre, das Filament zu heben. Die Pflanze mußte also einen Weg finden, die Biegsamkeit zu erhöhen, ohne die Elastizität wesentlich zu vermindern. Dieser Weg bestand in der Bildung peripherischer Hohlräume im Filamentgrund. Das soll noch kurz erläutert werden.

Wegen seiner „neutralen Faser" würde die Biegsamkeit eines Stabes nur sehr wenig erhöht werden, wenn wir ihn in der Mitte hohl machten. Denken wir uns aber aus einem Stabe von z. B. 4 mm Radius einen Hohlzylinder herausgebohrt mit den Radien 2 und 3,5 mm und nur für genügende Verbindung zwischen dem zentralen massiven und dem äußeren Hohlzylinder gesorgt, so würde dadurch der Wert q in der obigen Formel von 64 auf 30,5 herabgedrückt, also die Biegsamkeit auf das Doppelte erhöht werden.

Diese Erhöhung der Biegsamkeit wird nun bei den mit Gelenk versehenen Arten durch die zahlreichen Interzellularen in den peripherischen Teilen des Grundgewebes erreicht.

Am vollkommensten bei V. Chamaedrys (Fig. 15). In einem bestimmten Falle war auf einem Querschnitt durch das Gelenk dieser Art von dem Ring zwischen Epidermis und dem lückenlosen Zentralparenchym eine 3,5 mal so große Fläche von den Interzellularen eingenommen, wie von den in wenigen radialen Reihen verlaufenden Zellen. Da der Radius des annähernd kreisförmigen Gelenkes in diesem Falle gleich 4,25^{p}, der um die Epidermiszellhöhe verminderte 3,75^{p}, der des mittleren Zylinders 1,6^{p} betrug, so ergab sich unter Berücksichtigung der versteifenden Zellreihen für q ein Wert von 183,7, während der Wert für einen massiven Zylinder 320,3 betragen haben würde. Es ist also die Biegsamkeit fast auf das Doppelte erhöht. Da aber ebenfalls die Drehbarkeit mit der vierten Potenz des Radius sich ändert, so ist durch die Schaffung der peripherischen Interzellularen auch für die Erhöhung der Torsionsfähigkeit gesorgt. Die Elastizität des Ganzen hat sich aber, da bei diesen Änderungen im Bau des Filamentes der Durchmesser derselbe geblieben ist, nicht wesentlich vermindert.

Bei allen Arten mit steifem Filament fehlen, wie wir gesehen haben, die regelmäßig ausgebildeten großen Interzellularen im Filamentgrund. Wir werden also sagen müssen, daß die steifen Filamente

ihre Steifheit einmal ihrem geringeren Wert für $\frac{L^3}{R^4}$, dann aber auch dem Umstand verdanken, daß sie im allgemeinen nur sehr wenige und kleine Interzellularen besitzen, die niemals längere, gleichmäßig verteilte Hohlräume bilden. Dazu kommt noch, daß bei allen Arten mit steifem Filament die Verwachsungslänge wesentlich größer ist als bei denen mit Gelenk.

Die große Verwachsungslänge ist nun den meisten Scrophulariaceen eigentümlich; wir haben sie also gerade so wenig als sekundäre Anpassung anzusehen, wie den Mangel an Interzellularen. Die Arten mit steifem Gelenk sind demnach wenigstens in dieser Hinsicht primitiver. Das gilt aber auch von einigen anderen Merkmalen. Allen Arten ohne Gelenk fehlen die Papillen an der Verdickung der Filamente, die wir bei den Arten mit Gelenk wegen ihrer charakteristischen Form als Anpassung angesehen haben, die ein besseres Festhalten der Insekten ermöglicht. Die Verdickung selbst ist bei weitem nicht so stark wie bei den Arten mit Gelenk.

Bei den meisten Arten mit steifem, d. h. primitivem Filament, fanden wir eine mehr oder weniger starke Verschiedenheit in der Ausbildung der Epidermis auf zwei gegenüberliegenden Seiten, und zwar waren die Zellen auf der Kronblattseite des Filamentes mehr oder weniger auffällig größer, hauptsächlich in den Querschnittsdimensionen. Der Unterschied war am stärksten in der Nähe der Verwachsungsstelle. Die Arten mit Gelenk zeigten bis auf V. Beccabunga nie eine solche Verschiedenheit. Worauf dieser Unterschied beruht, ist nicht leicht zu sagen. Jedenfalls hängt er aber mit der Entwicklungsgeschichte des Filamentes irgendwie zusammen. So etwa, daß der Wachstumsreiz der stärker wachsenden Kronblattepidermiszellen sich der Kronblattseite des Filamentes mitteilte, so daß diese eine Tendenz zu stärkerem Wachstum bekam. Nehmen wir das an, so verstehen wir den eigenartigen Bau der Filamente von V. bellidioides und alpina, der ja, wie wir gesehen haben, auf stärkeres Wachstum der Epidermis der Kronblattseite zurückzuführen ist. Ein solcher Reiz konnte an dieser Stelle wirken, solange keine besonderen sekundären „Determinationsfaktoren" (Roux) auf das Filament wirkten. Das geschah, so nehmen wir an, mit der Bildung des Gelenkes; denn ein damit in das Entwicklungsgeschehen des Filamentes neu eintretender Faktor bewirkte durch eine Wachstumshemmung, daß das Filament am Grunde dünner wurde. Damit mußte aber eine vorher bestehende Ungleichheit in der Größe der Epidermiszellen schwinden.

Als Faktoren, die im Laufe der phylogenetischen Entwicklung der Gattung Veronica einsetzten, um aus gelenklosen Filamenten solche mit Gelenk zu bilden, können wir also folgende ansehen:

a) Eine Entwicklungshemmung im unteren Teile des Filamentes.

b) Eine Entwicklungsförderung im mittleren und oberen Teil desselben.

c) Die Verkürzung der Verwachsungslänge.

d) Die Bildung eines Polsters an der Stelle, wo das Filament mit dem Kronblatt verwachsen ist.

e) Die Ausbildung regelmäßiger peripherischer Interzellularen besonders im Grunde des Filamentes.

Dazu kommt noch:

f) Die Ausbildung von Papillen am mittleren und oberen Teil des Filamentes.

Verzeichnis der benutzten Literatur.

Becker, W., Die systematische Behandlung der Formenkreise Viola calcarata und lutea (im weitesten Sinne genommen) auf Grundlage ihrer Entwicklungsgeschichte. Beihefte zum Bot. Zentralblatt, Bd. 18, 1905, Abt. 2, S. 347.

— Violenstudien I u. II. Beihefte zum Bot. Zentralblatt, Bd. 26, 1910, S. 1—44 und 289—390.

Correns, C., Beiträge zur biologischen Anatomie der Aristolochiablüte, zur Biologie und Anatomie der Salvienblüte, zur Biologie und Anatomie der Calceolarienblüte. Pringsheim, Jahrb. 1891, Bd. 22, S. 161—252 u. Taf. 4—8.

Damm, O., Über den Bau, die Entwicklungsgeschichte und die mechanischen Eigenschaften mehrjähriger Epidermen bei den Dikotyledonen. Beihefte zum Bot. Zentralblatt, 1902.

Detlefsen, E., Über die Biegungselastizität von Pflanzenteilen, I und II. Arb. d. Bot. Instituts in Würzburg, herausgeg. von Prof. Dr. J. Sachs, Bd. 3, 1888, Heft 1, 1884, S. 144—187 u. Heft 3 (1887, S. 408—425).

Engler-Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien, III, 6, S. 334.

Haberlandt, G., Physiologische Pflanzenanatomie. Leipzig 1909.

Hildebrand, F., Die Geschlechterverteilung bei den Pflanzen. Leipzig 1867.

Kerner v. Marilaun, A., Pflanzenleben. Leipzig 1888, 1891.

Kirchner, O., Blumen und Insekten. Berlin und Leipzig, Teubner, 1911.

Knuth, P., Handbuch der Blütenbiologie. Leipzig, W. Engelmann. Bd. I, 1898; Bd. II, 1899; Bd. III, 1904, 1905. Letzterer herausgeg. von Loew und Appel.

Krämer, H., Viola tricolor in morphologischer, anatomischer und biologischer Bedeutung. Diss., Marburg 1897.

Lange, R., Über den lippenförmigen Anhang an der Narbenöffnung von Viola tricolor. Vorl. Mitteil. Ber. d. deutschen Bot. Ges., 1913, S. 268—274 mit Taf. 12.

Ludwig, F., Lehrbuch der Biologie der Pflanzen. Stuttgart, F. Enke, 1895.

Müller, H., Die Befruchtung der Blumen durch Insekten und ihre Anpassung an dieselben. Leipzig, Engelmann, 1873.

— Alpenblumen und ihre Befruchtung durch Insekten. Leipzig, Engelmann, 1881.

— Wechselbeziehungen zwischen den Blumen und den ihre Kreuzung vermittelnden Insekten. In Schenks Handb. der Botanik, Bd. I, S. 1—112. Breslau, E. Trewendt, 1881.

Noll, Fr., Entwicklungsgeschichte der Veronicablüte. Diss., Marburg 1883.

Payer, J. B., Traité d'Organogénie comparée de la fleur. Paris 1857.

Porsch, O., Beiträge zur „histologischen Blütenbiologie". Österr. Bot. Zeitschrift 1905.

Reichenbach, L., Icones Florae Germanicae et Helveticae, Vol. 3, Lipsiae 1838—1839.

Roux, W., Terminologie der Entwicklungsmechanik der Tiere und Pflanzen. Leipzig 1912.

Schwendener, Ges. Bot. Mitteil., Bd. II, 1898, S. 3—33.

Sprengel, C., Das entdeckte Geheimnis im Bau und in der Befruchtung der Blumen. Berlin 1793 (zit. nach dem Faksimiledruck von Mayer und Müller, Berlin 1893).

Wittrock, V. B., Viola Studier I. Morfologisk-biologisk och systematiska Studier öfver Viola tricolor. Stockholm 1897.

Erklärung der Tafelfiguren.

Tafel VII.

Fig. 1. Radialer Längsschnitt durch den unteren Rand der Narbenöffnung einer sehr jungen Knospe von Viola tricolor dunensis. a äußere, i innere Epidermis, sz schlauchförmig verlängerte Epidermiszellen. Vergr. 600.

Fig. 2. Der gleiche Rand auf einem etwas älteren Stadium. sz Schlauchzellen, acl äußere, verstärkte Kutikula. Vergr. 400.

Fig. 3. Noch älteres Stadium nach Behandlung mit Eau de Javelle und Chlorzinkjod. Borstenbildung. b Borsten, h Höcker, teilweise in Flächenansicht, ncw nicht kutinisierte Wände der Schlauchzellen sz, acl stark verdickte äußere Kutikula, cl sich loslösende innere Kutikula.

Fig. 4. Vertikaler Längsschnitt durch den Griffel einer befruchteten Blüte von Viola tricolor arvensis. l Lippe, b deren Borsten, c Gelenkleiste aus kutinisierten Membranresten, cl losgelöste innere Kutikula, pk Pollenkörner, ps Pollenschläuche, ep epithelartig ausgebildete innere Epidermis, co kragenförmiger Saum aus kutinisierten Membranresten, darunter Reste von verschleimten Zellen. Vergr. 60.

Fig. 5. Längsschnitt durch die Lippe einer befruchteten Blüte von Viola tricolor dunensis. h Höcker, e Aufrißlinie in der Seitenwand einer Lippenzelle, bei e′ aufgerissen, c Gelenkleiste aus kutinisierten Membranresten. Das ganze über + liegende Gebilde besteht aus solchen kutinisierten Membranresten. Vergr. 200.

Fig. 6. Querschnitt durch mehrere Borsten von Viola tricolor dunensis. Vergr. 400.

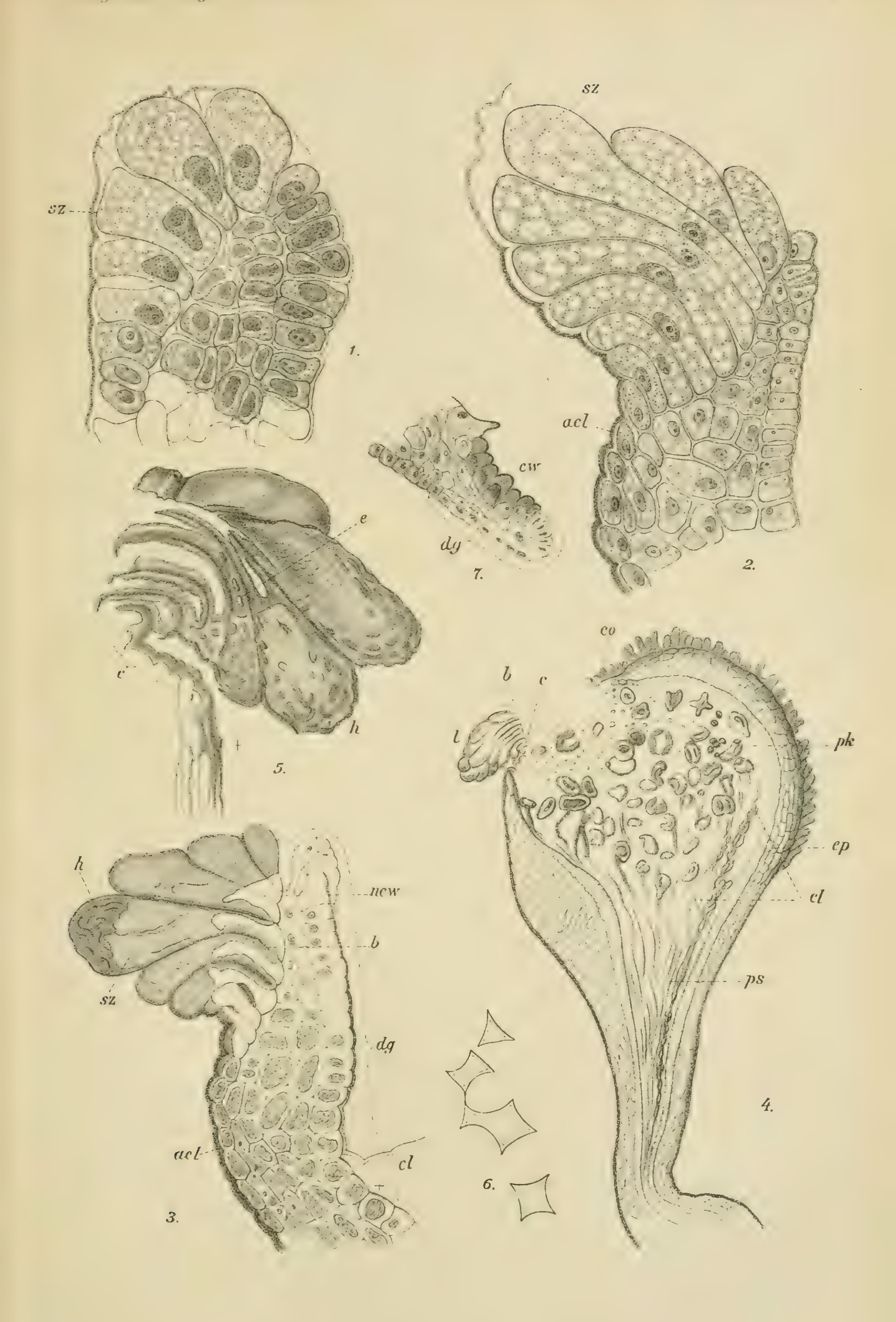
Fig. 7. Entwicklungsstadium des oberen Randes der Narbenöffnung gegenüber der Lippe von Viola tricolor arvensis. cw kutinisierte, erhalten bleibende Zellwände, dg degenerierendes Zellgewebe. Vergr. 214.

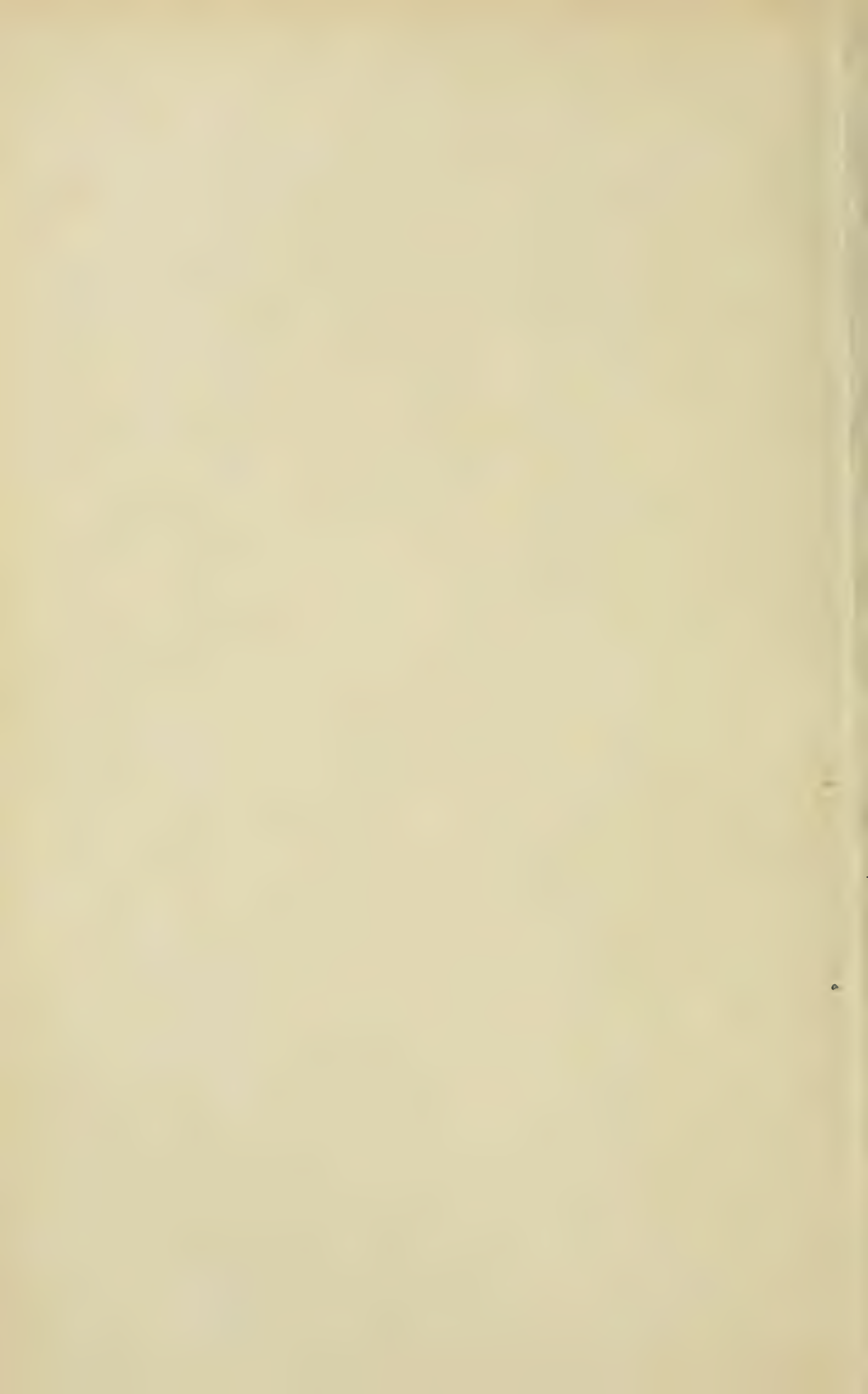
Tafel VIII.

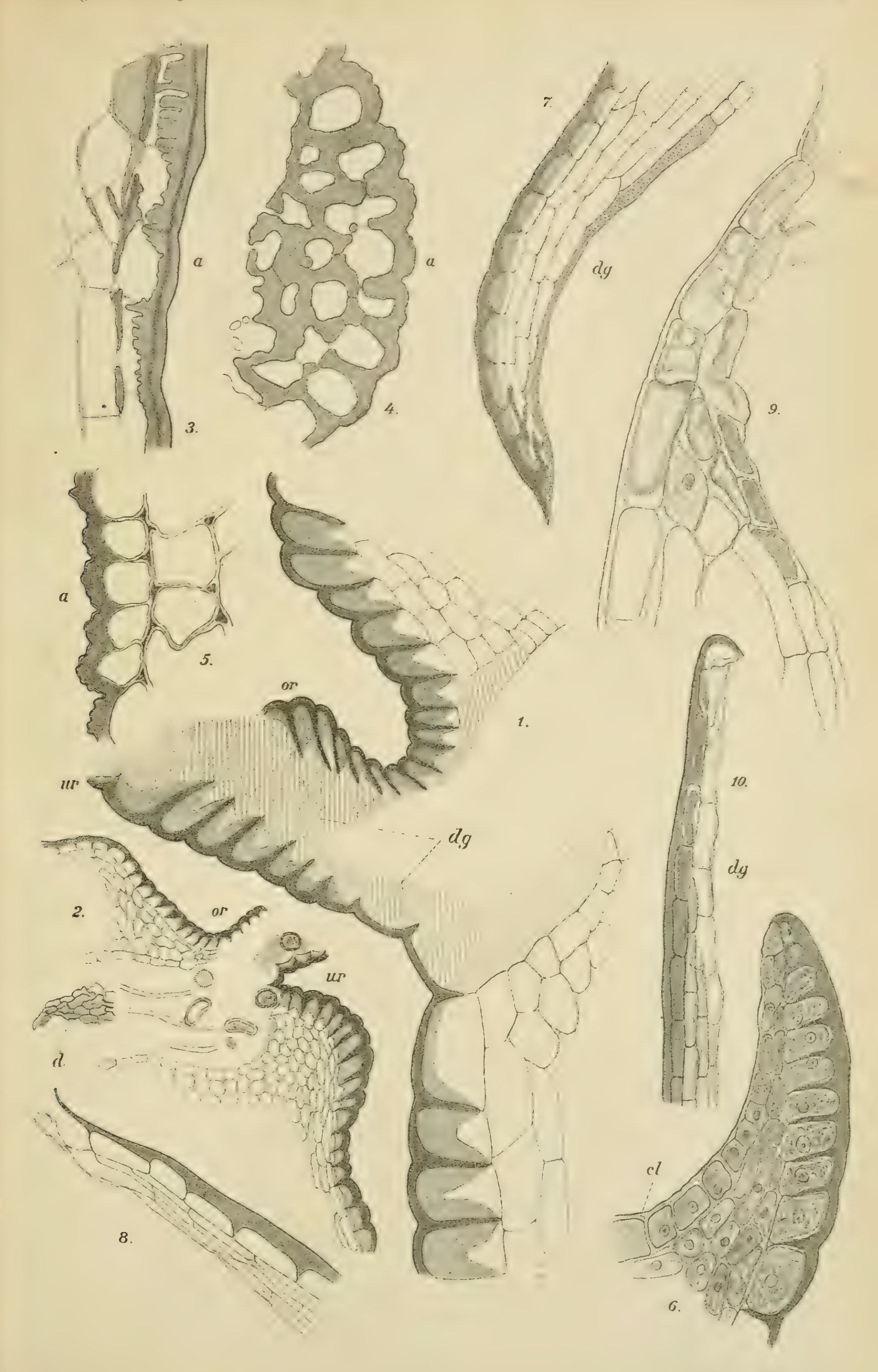
Fig. 1. Vertikaler Längsschnitt durch das vordere Ende des Griffelrohres von Viola Rydbergii. dg aus degeneriertem Gewebe entstandener Schleim. or oberer, ur unterer Rand der Peristomröhre. Vergr. 190.

Fig. 2. Vertikaler Längsschnitt durch das vordere Ende des Griffelrohres von Viola biflora. cl losgelöste Kutikula, or oberer, ur unterer Rand der Peristomröhre. Vergr. 190.

Fig. 3. Stück eines Längsschnittes durch den Griffel von Viola Jooi aus der Nähe der Narbenöffnung. a Außenepidermis; die der Öffnung am nächsten liegenden Teile liegen in der Zeichnung oben. Die Schraffierung zeigt Kutinisierung an. Vergr. 370.


sz
sz
1.
acl
cw
dg
7.
2.
e
c
h
5.
co
b
c
l
pk
ep
cl
ps
h
new
b
sz
dg
acl
cl
3.
6.
4.





a
a
7.
dg
3.
4.
9.
a
5.
or
1.
ur
10.
dg
dg
2.
or
ur
d.
cl
8.
6.

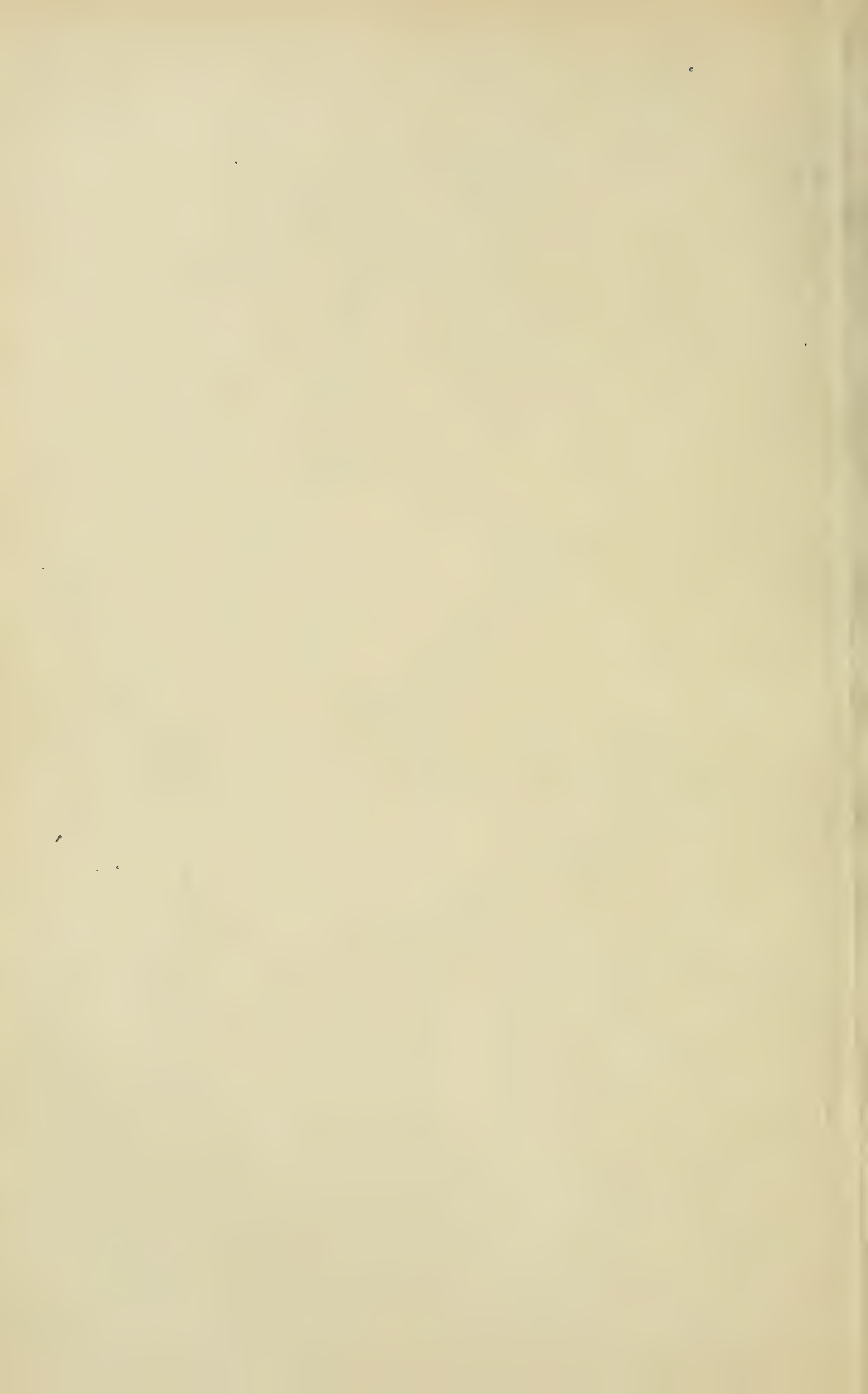


Fig. 4. Stück eines Querschnittes durch eine noch näher der Narbenöffnung liegende Stelle des Griffels von Viola Jooi. a Außenepidermis. Schraffierung wie bei Fig. 3. Vergr. 500.

Fig. 5. Dasselbe in etwas größerer Entfernung von der Narbenöffnung. Vergr. 500.

Fig. 6. Längsschnitt durch den unteren Narbenrand von Viola cucullata aus einer mittelweit entwickelten Knospe. cl Innenkutikula, die beginnt sich schwach abzulösen. Vergr. 370.

Fig. 7. Längsschnitt durch den unteren Narbenrand von Viola hirta. dg degenerierende Innenepidermiszellen. Vergr. 370.

Fig. 8. Längsschnitt vom oberen Rand. Vergr. 370.

Fig. 9. Viola palustris, unterer Rand der Narbenöffnung im Längsschnitt.

Fig. 10. Dasselbe von Viola hederacea.

Inhalt.

Beiträge zur Biologie einiger geokarper Pflanzen.

Von **Erich Theune.**

(Mit Tafel IX.)

I. Einleitung.

Als geokarpe Pflanzen bezeichnen wir nach Treviranus (1) solche, die ihre Früchte in der Erde zur Entwicklung und Reife bringen, gegenüber den normalen aërokarpen Gewächsen. Daneben haben wir nach Treviranus noch amphikarpe Pflanzen zu unterscheiden, das sind solche, die neben normalen oberirdischen Früchten auch unterirdische entwickeln. Die Zahl der geokarpen Pflanzen ist nicht groß, man kennt jetzt gegen 20 Arten, die diese eigenartige Erscheinung zeigen. Huth (2) zählte 16 Arten auf, darunter allein sechs aus der Familie der Leguminosen. In den letzten Jahrzehnten wurden einige neue Fälle von Geokarpie beobachtet, so von Bureau (3) bei Ficus Ti-Kona, von Lindman (4) bei Callitriche deflexa, von Harms (5) bei Kerstingiella geocarpa. Bei einigen der Pflanzen, die Huth als geokarp bezeichnet, liegen zu ungenaue Beobachtungen vor, um sie als rein geokarp zu bezeichnen, nur von wenigen ist Genaueres bekannt. Es sind dies die Papilionaceen Arachis hypogaea, Voandzeia subterranea, Kerstingiella geocarpa und Trifolium subterraneum, ferner die Crucifere Morisia hypogaea und die Nyctaginee Okenia hypogaea. Die biologisch interessante Erscheinung der Geokarpie ist schon seit 300 Jahren von Arachis hypogaea bekannt, aber nur gelegentliche Bemerkungen beschäftigen sich mit dieser Eigenart, trotzdem verschiedene dieser Pflanzen weit verbreitete Kulturpflanzen sind, wie Arachis hypogaea und Voandzeia subterranea. Die einschlägige Literatur ist bis 1891 in der zitierten Abhandlung von Huth (2) zusammengestellt und von ihm in einer zweiten Abhandlung (6) ergänzt bis 1895. Erst in neuerer Zeit sind genauere biologische Beobachtungen und einige anatomische Untersuchungen ausgeführt worden.

Am meisten bekannt ist von Arachis hypogaea. Charles Darwin (7) beschreibt die Geokarpie bei dieser Pflanze und versucht auch experimentell eine Erklärung der Erscheinung zu bekommen. Stockton-

Pettit (8) bearbeitet einige biologische Eigentümlichkeiten und beschreibt die anatomischen Verhältnisse bei der reifenden Frucht und der Wurzel. Richter (9) untersucht die Verhältnisse bei der Keimung, den Bau der Wurzel, die Blütenverhältnisse und stellt auch einiges über die Fruchtbildung fest. Van der Wolk (10) bringt Beiträge zur Physiologie der Ernährung der Frucht. Über Kerstingiella geocarpa lagen in der Hauptsache bisher nur Beobachtungen des Entdeckers und Beschreibungen von Harms (5) nach konserviertem Material vor. Das Eindringen des Blütenköpfchens von Trifolium subterraneum wurde von verschiedenen Beobachtern beschrieben, so von Charles Darwin (7), der auch bei dieser Pflanze genauere Beobachtungen und Experimente anstellte. Gibelli und Belli (11) schildern in ihren systematischen Abhandlungen über die Gattung Trifolium auch die biologischen Eigentümlichkeiten von T. subterraneum, sie fügen auch ein sehr ausführliches Literaturverzeichnis bei. Über die Verhältnisse bei Voandzeia subterranea findet man nur gelegentliche Bemerkungen, nur Van der Wolk (10) untersucht die morphologischen und physiologischen Verhältnisse bei der unterirdischen Frucht genauer. Eine Schilderung der biologischen Verhältnisse und der morphologisch-anatomischen Eigentümlichkeiten des Eindringungsmechanismus von Okenia hypogaea gibt Karsten (12). Das Eindringen der Früchte von Morisia hypogaea in die Erde beschreibt Pampaloni (13), er versucht auch durch Experimente eine Erklärung zu erlangen.

Es war mein Ziel, durch eigene Beobachtungen die Verhältnisse beim Eindringen der Früchte in die Erde bei den sechs wichtigsten geokarpen Pflanzen genauer festzustellen und die vorliegenden anatomischen Besonderheiten zu untersuchen. Beet- und Topfkulturen von Arachis hypogaea im Botanischen Garten zu Halle lieferten mir das nötige Material, ebenso Beetkulturen im Garten und Topfkulturen im Gewächshaus und Laboratorium die erforderlichen Pflanzen von Trifolium subterraneum. Den Samen von Kerstingiella geocarpa erhielt ich von Herrn Professor Dr. Volkens in Berlin, dem ich auch an dieser Stelle dafür meinen Dank ausspreche. Wegen der unterbrochenen Verbindungen mit unseren Kolonien erhielt ich leider den von mir erbetenen Samen von Voandzeia subterranea nicht mehr, auch gelang es mir nicht, aus Italien keimfähigen Samen von Morisia hypogaea zu erhalten. Der Liebenswürdigkeit meines verehrten Lehrers Herrn Professor Dr. Karsten verdanke ich reichliches konserviertes Material von Okenia hypogaea von seiner Forschungsreise durch Mexiko, wofür ich ihm auch hier meinen Dank ausspreche, ebenso für verschiedene persönliche Mitteilungen über die Biologie der Pflanze auf Grund seiner Notizen.

Die Kulturen wurden in den Sommern 1914 und 1915 gezogen, das Material zu den anatomischen Untersuchungen teils in verdünntem Alkohol, teils in Chrom-Osmium-Essigsäure fixiert. Größtenteils wurden Mikrotomschnitte hergestellt, seltener Handschnitte. Die Einbettung der Objekte geschah meistens in Paraffin, bei zäheren Objekten, wie älteren Fruchtstadien, erwies sich eine Mischung von Paraffin mit Ceresin als gut geeignet. Die Mikrotomschnitte stellte ich mit dem Jungschen Schlittenmikrotom in einer Dicke von 10—20 μ her. Zum Färben der Objekte wurde größtenteils Hämatoxylin nach Delafield verwendet, dann auch Hämatoxylin nach Heidenhain, und Kongorot, bei Geweben mit verholzten Elementen Fuchsin-Pikrinsäurelösung nach Altmann, und Anilinblau. Die Zeichnungen sind größtenteils mit dem Leitz'schen Zeichenapparat entworfen.

II. Spezieller Teil.

1. Arachis hypogaea.

Beschreibung der Pflanze.

Arachis hypogaea L., zu den Hedysareen gehörend, ist eine einjährige Kulturpflanze, die in den tropischen und subtropischen Ländern der alten und neuen Welt weite Verbreitung gefunden hat. Im wilden Zustand ist sie unbekannt. Harms (14) ist der Meinung, daß sie wahrscheinlich keine eigene Art ist, sondern eine Kulturform, die im Lauf von Jahrhunderten aus einer der bekannten sechs wilden Arten Brasiliens herangebildet ist. Vielleicht ist A. prostata Benth. die Stammpflanze. Man kennt zwei Varietäten von A. hypogaea, eine aufrechte und eine niederliegende, mir standen Pflanzen der ersteren Form zur Verfügung. Die Pflanze gedeiht am besten auf lehmhaltigem Boden und verlangt ausreichende Feuchtigkeit. In unserm Botanischen Garten werden die Samen Anfang März ausgesät, zunächst im Warmhaus in Töpfen zur Entwicklung gebracht und nach Eintritt wärmeren Wetters im Freien in Kästen gepflanzt, in denen sie gut gedeihen und bis in den Oktober hinein ein gutes Aussehen behalten; bis zur Fruchtreife gelangen die Pflanzen bei uns im Freien aber nicht.

A. hypogaea hat einen starken Hauptsproß, der an der Basis rund, nach oben zu kantig ist und am Grunde eine größere Zahl von fast ebenso starken Seitenzweigen erzeugt, die teils dicht über dem Boden, teils unter dem Boden entspringen und sich meist erst nach mehr oder weniger langem, horizontalem Verlauf nach oben biegen. Alle Sprosse sind reichlich beblättert, die Blätter sind paarig gefiedert und haben vier verkehrt-eiförmige Folioli, die ganzrandig und auf der Unterseite behaart sind; am Grunde tragen sie zwei große Nebenblätter. Die Pflanze entwickelt eine starke Hauptwurzel, von der

zahlreiche, weit verzweigte Seitenwurzeln entspringen. Wie schon Stockton-Pettit (8) feststellte, fehlen die Wurzelhaare vollständig, die Absorptionszone der Wurzel hat dafür ein flockig losgelöstes Oberflächengewebe, dem die Epidermis fehlt. Richter (9, S. 10) hat die absorbierende Funktion dieser Zone, die in ihrer Lage ganz der Zone der Wurzelhaare entspricht, unzweifelhaft festgestellt. Wurzelknöllchen sind nach den Angaben verschiedener Autoren in den Kulturgebieten stets zu beobachten, bei unseren Pflanzen waren sie nicht zu finden, da unserm Boden wahrscheinlich die typischen Wurzelbakterien fehlen. In den Blattwinkeln entspringen die armblütigen, 2—4 Blüten tragenden Infloreszenzen, die nach Engler (15, S. 116) als dichte sitzende Ähren zu bezeichnen sind. Die Blüten eines Blütenstandes entfalten sich nacheinander, beim Aufblühen der ersten Blüte ist die dritte oder vierte noch in sehr jungem Knospenstadium zu finden. Die mittelgroße gelbe bis orangefarbene Blüte verblüht sehr bald, ihre Lebensdauer beträgt meist nur einen Tag. Nach dem Abblühen beginnt sich der kleine, tief im Grunde der Kelchröhre sitzende Fruchtknoten zu strecken. Umbiegung nach dem Erdboden zu und starkes Längenwachstum führen zum Einbohren des Fruchtknotens in die Erde, wo die endgültige Ausbildung der Frucht erfolgt. Diese hat eine längliche Gestalt und enthält 2—3 Samen, mitunter auch mehr, zwischen denen sich starke Einschnürungen bilden. Die Oberfläche der Frucht zeigt eine netzartige Zeichnung durch die darin verlaufenden Gefäßbündel mit zahlreichen Zwischenverbindungen. Auf der Oberseite befindet sich ein Kiel, der in die hakig nach unten gekrümmte Spitze ausläuft. Ein Aufspringen der Frucht findet nach den Angaben verschiedener Autoren nicht statt.

Biologische Verhältnisse bei der Fruchtentwicklung.

Die Blüte von Arachis hypogaea ist als sitzend zu bezeichnen, nur ungefähr vier Zellagen befinden sich zwischen der Ansatzstelle und dem Fruchtknoten, wie ein Längsschnitt durch eine vor dem Aufblühen stehende Knospe zeigt (Abb. 1). Eigentümlich ist der Blüte ein sehr langer, behaarter Kelchtubus, der im Knospenstadium noch kurz ist, sich aber beim Aufblühen schnell bis zu 20 mm verlängert. Nach oben läuft er in die fünf Kelchzipfel aus, von denen vier zu einer Oberlippe verwachsen sind und der untere freie die Unterlippe bildet. An der oberen Erweiterung des Kelchtubus sitzen ihm die fünf Blütenblätter und die geschlossene Staubblattröhre an. Die Blüte hat die den Papilionaceen charakteristische Form und ist gelb bis orangefarben. Das Vexillum bedeckt zunächst Alae und Carina, richtet sich beim Aufblühen aber senkrecht auf. Die Carina ist ziemlich klein und wird von den Alae ganz umschlossen. Die Staub-

fäden sind nur im oberen Drittel frei, die Antheren einer Blüte sind verschieden ausgebildet, worauf schon Kurtz (16) hinweist. Die

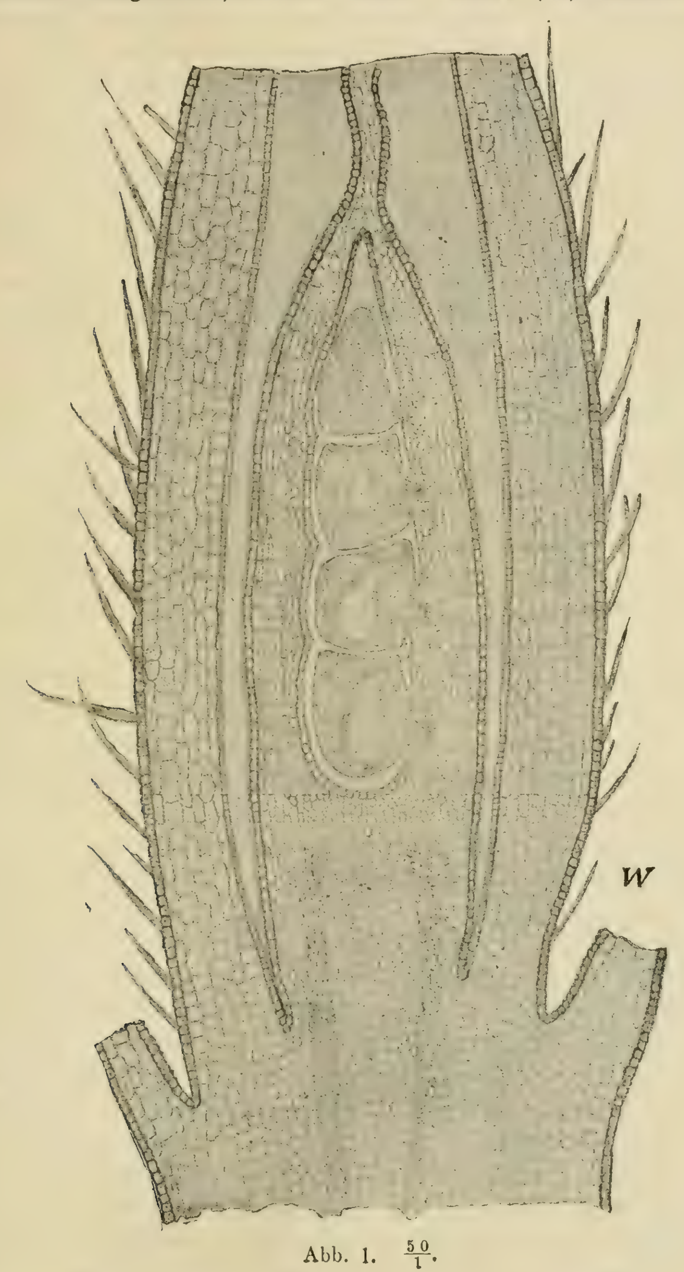


Abb. 1. $\frac{50}{1}$.

Theken enthalten reichlich Pollenkörner, die kugelig oder etwas gestreckt sind und eine Längsriefe zeigen. Tief im Grunde des Kelch-

tubus sitzt der kleine oberständige Fruchtknoten, der eine langgestreckte Form hat und im Innern 2—4 Samenanlagen an parietaler Plazenta trägt. An der Spitze befindet sich der lange fadenförmige Griffel, der etwas median nach vorn verschoben ist. An der Einengung des Kelchtubus vor seiner Erweiterung ist der Griffel zu einer Umbiegung gezwungen. Am oberen Ende ist er einseitig behaart, die Narbe ist einfach zungenförmig und zeigt nur schwache Papillenbildung.

Über die blütenbiologischen Verhältnisse herrschte sehr lange Unklarheit. Es steht jetzt fest, daß Arachis außer oberirdischen chasmogamen Blüten auch unterirdische kleistogame besitzt. Erst Stockton-Pettit (8, S. 281) weist kurz darauf hin, daß aus dem Vorhandensein von Früchten, die ihren Ursprung an unterirdischen Teilen von Seitenzweigen haben, auf Blüten geschlossen werden muß, die sich unterirdisch entwickeln und geschlossen befruchtet werden. Richter (9, S. 23) hat genauere Beobachtungen in dieser Richtung angestellt und kommt zu dem Schluß, „daß sich Arachis hypogaea gegenwärtig in einem Übergangsstadium von Chasmogamie zu Kleistogamie befindet. Das Stadium der Fremdbestäubung, das man doch für Arachis als das primäre annehmen muß, erscheint bereits vorüber.“ Auf Grund zahlreicher Beobachtungen kann ich die von Richter festgestellten Tatsachen bestätigen.

Die oberirdischen Blüten erschienen bei unseren Kulturpflanzen schon ziemlich früh, die ersten schon 1½ Monate nach der Aussaat, als die Pflanzen noch verhältnismäßig klein waren und die ersten Seitenzweige entwickelten. Sie werden nach und nach in großer Zahl gebildet bis in den Herbst hinein, und zwar so, daß an einer Pflanze täglich höchstens 3—4 Blüten zu finden sind. Die lebhaft gefärbte Blüte von mittlerer Größe öffnet sich meist des Morgens zwischen 8 und 9 Uhr, am andern Morgen ist sie meistens schon verblüht, selten ist eine Blüte 1½ bis 2 Tage offen zu finden. Richter (9, S. 19) hat durch umfangreiche Zählungen festgestellt, daß jede Pflanze in durchschnittlich 62tägiger Blütezeit 60,6 Blüten trägt, also täglich durchschnittlich eine Blüte. Die ansehnliche Blüte, deren Vexillum auch orangefarbene „Saftmale“ trägt, läßt auf Insektenbestäubung schließen, aber nähere Untersuchungen des Blütenbaues zeigen schon ihre Unmöglichkeit. Die Carina umschließt die inneren Blütenteile ziemlich fest, so daß es nur bei starkem Druck gelingt, sie daraus zu entfernen. Die Schwere des Insektenkörpers dürfte dazu nicht ausreichen; oft gelang mir die Freilegung der Staubfadenröhre erst nach so heftigem Druck, daß die Carina sich in ihre Hälften spaltete. Auch die den Papilionaten eigentümlichen Einrichtungen für die Insektenbestäubung, wie Griffelbürste, Klapp- oder

Nudelpreßmechanismus u. dgl. fehlen, wie schon Knuth (17) auf Grund Loew'scher Beobachtungen feststellt. Knuth nimmt daher ausschließlich Autogamie an. Es ist mir ebenso wie Richter (9, S. 24) nicht gelungen, den Besuch von Insekten, die für die Bestäubung in Frage kämen, zu beobachten. Im Laboratorium stehende Topfpflanzen entwickelten genau wie die Beetpflanzen Früchte, trotzdem Insektenbesuch hier als ausgeschlossen gelten kann. Mehrere der in Beeten gezogenen Pflanzen wurden auch vor Beginn ihrer Blütezeit mit engmaschigen Drahtgazekästen bedeckt. Ein Besuch von bestäubenden Insekten muß auch unter diesen Umständen als ausgeschlossen gelten, und doch bildeten sich in ganz normaler Weise Früchte. Diese Anzeichen deuten also auf Autogamie hin. Auch diese scheint oft ausgeschlossen zu sein, da die Lage der inneren Blütenteile eine ungünstige ist, worauf schon Richter (9, S. 25) hinwies. Bei der nahezu horizontalen Stellung der Blüte kann eine Selbstbestäubung nur stattfinden, wenn die Narbe zwischen den Antheren liegt oder senkrecht darunter. Bei zahlreichen Blüten reicht die Narbe aber nicht einmal aus der Filamentröhre heraus; nach Richters Feststellungen sind nur 39% der Blüten so gebaut, daß Autogamie möglich ist. Es war mir nicht möglich, die Bestäubungsverhältnisse völlig klar zu legen. Bei einer Reihe von Blüten konnte mittels der Lupe Pollen auf der Narbe gefunden werden, der Pollen trieb auch auf Zuckerlösung von 20—25% Pollenschläuche, aber trotz Untersuchung zahlreicher Mikrotomschnitte konnte ich keine auf der Narbe gekeimten Pollenschläuche nachweisen. Die Mehrzahl der oberirdischen Blüten entwickelte sich in Blattwinkeln in geringer Höhe über dem Erdboden, die meisten an den Seitenzweigen, jedoch nicht ausschließlich an diesen, wie Stockton-Pettit beobachtet haben will; auch aus den tiefer stehenden Blattwinkeln des Hauptsprosses entspringen nach und nach zahlreiche Blüten. Auch in größeren Höhen entwickeln sich noch Blüten, ich habe sie bis zu 20 cm über dem Erdboden gefunden, eine Weiterentwicklung des Fruchtknotens fand bei diesen aber nicht statt, die höchsten Insertionsstellen fruchtbildender Blüten habe ich 9 cm über dem Erdboden gefunden, in 5 cm Höhe fand ich sie noch ziemlich zahlreich, während Richter (9, S. 24) in 1½ bis 2½ cm die höchsten Ansatzstellen gefunden haben will. Die Blütenanlagen in größerer Entfernung als 20 cm über dem Erdboden kamen nicht zur Entwicklung.

Die unterirdischen Blüten von Arachis hypogaea sitzen an den unterirdischen Teilen des Hauptsprosses und der gebogenen Seitenzweige. Diese kriechen zuerst ein Stück auf dem Boden hin, ehe sie sich aufrichten, die horizontalen Teile sind oft teilweise oder ganz mit Erde bedeckt, durch den Regen werden sie häufig in ihrem unteren

Teile ganz vergraben. Auf ihrer Unterseite stehen nun zwischen blassen, schmalen, schuppenartigen Blättern die kaum auffallenden unterirdischen Blüten, die sich, wie schon Richter (9, S. 27) hervorhebt, im Bau kaum von den oberirdischen unterscheiden. Sie gleichen in ihrem Aussehen oberirdischen Knospen, bleiben klein, blaßgelb und dicht geschlossen, der Kelchtubus ist nur kurz. Der Pollen kann hier leicht auf die Narbe gelangen, da diese fast immer mitten zwischen den Antheren steht. Der Länge nach durch die Blüte geführte Mikrotomschnitte zeigten, daß die Theken weniger Pollenkörner enthalten als die der oberirdischen Blüten, die Pollenkörner zeigen aber dieselbe Größe, durchschnittlich 30—32 μ. Keimung von Pollen auf der Narbe oder schon in den Pollenfächern, wie sie bei verschiedenen kleistogamen Blüten zu finden ist, habe ich nicht beobachten können. Daß auch Übergänge von kleistogamen zu chasmogamen Blüten zu finden sind, konnte schon Richter (9, S. 27) feststellen. Die unterirdisch inserierten Blüten drangen bei nicht zu tiefer Ansatzstelle mitunter durch die Erde und entfalteten sich direkt über dem Erdboden, andere drangen nur teilweise durch und öffneten sich nicht, sondern färbten sich nur lebhafter. Diese Erscheinung kann man auch künstlich herbeiführen. Ich setzte eine Pflanze in einen tieferen Topf und höhte die Erde rund um die Pflanze um 2—3 cm auf. Die dicht vor dem Aufblühen stehenden Knospen blieben unter der Erde geschlossen und entwickelten den Fruchtknoten im übrigen normal weiter, einige Knospen drangen durch den Erdboden und entfalteten sich in oben beschriebener Weise. Bei einer anderen im Topf gezogenen Pflanze legte ich die unteren Seitenzweige und den untersten Teil des Hauptsprosses durch Entfernung der Erde bloß, so daß die unterirdischen Blüten dem Licht ausgesetzt wurden. Einige verloren ihr blasses Aussehen, wurden lebhaft gelb wie die normalen Blüten und zwei davon öffneten sich halb, das Vexillum blieb aber in schräger Lage und richtete sich nicht senkrecht auf wie bei den normalen oberirdischen Blüten. Die Reduktion der unterirdischen Blüten geschieht also wegen Lichtmangels, wie Goebel (18) an anderen kleistogamen Blüten nachwies. Daß der Pollen der unterirdischen Blüten dieselbe Keimfähigkeit in 20—25prozentiger Rohrzuckerlösung zeigt, wie schon Richter (9, S. 27) feststellt, konnte ich bestätigen. Ich habe auch mit Hilfe der Lupe Pollen auf der Narbe gefunden, aber auch hier gelang es mir nicht, auf Schnitten gekeimte Pollenschläuche zu beobachten. Bei der Auszählung der entwickelten Früchte an den im Herbst aus den Beeten genommenen Pflanzen konnte ich feststellen, daß meist nur 4—6 Früchte oberirdisch inseriert waren, die meisten waren unterirdisch hervorgewachsen. Einige häufiger auftretende Verhältniszahlen waren: 18 + 4, 12 + 4, 11 + 5, 11 + 6, 12 + 5, 8 + 3, 11 + 2.

Wir beobachten also ein gewisses Überwiegen der Früchte, die aus unterirdischen Blüten entstehen. Bei vielen der Pflanzen, die ich im Herbst beider Jahre aus den Beeten nahm, machte ich auch die Beobachtung, daß diese Früchte in der Entwicklung weiter waren als die oberirdisch inserierten. Es deutet also alles darauf hin, daß sich die Pflanze im Übergangsstadium von Chasmogamie zu Kleistogamie befindet, und es läßt sich feststellen, daß die Kleistogamie bereits überwiegt. Die Verhältnisse liegen hier bei Arachis so, wie sie Goebel (18, S. 786) für andere Pflanzen mit kleistogamen Blüten feststellte, die Samenbildung der chasmogamen Blüten kann unterbleiben, weil die kleistogamen vorhanden sind.

Die Weiterentwicklung des Fruchtknotens geschieht nun in folgender Weise. Nach dem Verblühen wird die Blüte bald schlaff und trockenhäutig und der kleine Fruchtknoten beginnt sein Wachstum. Er behält zunächst seine Wachstumsrichtung bei und ist als kleiner rotbrauner Kegel im Blattwinkel zu finden. Bei seinem Wachstum sprengt er den Kelchtubus, dessen Überreste als schmaler Ring an seinem Grunde stehen bleiben, wie Didrichsen (19) beschreibt und abbildet. Der obere Teil der Kelchröhre sitzt noch einige Zeit als trockenes Gebilde auf der Spitze des Fruchtknotens, wird aber bald abgeworfen. Nun bildet sich ein für Arachis hypogaea charakteristisches Organ aus; der Grund des Fruchtknotens beginnt sich zu strecken und entwickelt ein stengelartiges Gebilde, das als Gynophor bezeichnet wird, auch wohl als Carpopodium oder Fruchtträger. Daß es nicht der Blütenstiel sein kann, der sich streckt, zeigt Abb. 1. Schon im Knospenstadium ist die Streckungszone erkennbar, sie liegt zwischen der 10. bis 15. Zellage unterhalb der letzten Samenanlage, wie man aus den zahlreichen eingeschobenen Querwänden erkennen kann. Die Streckungszone bleibt auch in allen weiteren Stadien in derselben Entfernung von den Samenanlagen erhalten. Das Gynophor wächst zuerst einige Millimeter in der ursprünglichen Richtung langsam weiter und biegt sich dann plötzlich um, senkrecht nach der Erde zu wachsend. Die Gynophore erkennt man als scharf zugespitzte Gebilde, die aus den Blattwinkeln entspringen. Die oberirdischen zeigen Grünfärbung, die unterirdischen sind weiß oder hellbraun. Der Fruchtknoten hebt sich nicht deutlich ab, sondern bildet die scharfe Spitze des Organs, die eine glänzende rotbraune Oberfläche zeigt (Taf. IX, Fig. 1). Der Fruchtknoten bleibt in seiner Entwicklung lange stehen, die Entwicklung des Embryos beginnt nach meinen Beobachtungen erst, nachdem die Frucht in der Erde ihre volle Größe annähernd erreicht hat. Nach der Umbiegung wächst das Gynophor zunächst noch langsam, täglich 2—4 mm, dann streckt es sich bedeutend in die Länge, der tägliche Zuwachs beträgt 5—10 mm, bis die Spitze die

Erdoberfläche erreicht hat. Der Winkel des Gynophors mit dem Sproß ist bestimmt durch dessen Stellung, so daß die an senkrechten Sprossen inserierten mit diesen einen spitzen Winkel bilden, während die an niederliegenden Zweigen entstehenden fast rechtwinklig ansetzen (Taf. IX, Fig. 1). Die Länge der Gynophore ist allein bestimmt durch die Entfernung der Ansatzstelle von der Erdoberfläche.

Die von dem Fruchtknoten gebildete, gehärtete Spitze mit blanker Oberfläche ist ein sehr geeignetes Eindringungsorgan, das durch das Wachstum des Gynophors in die Erde gedrückt wird. Es kann dabei verhältnismäßig starke Widerstände überwinden, so durchbohrte die Spitze im Kulturbeet ziemlich feste Lehmballen und verwesende Holz- und Rindenstücke, die noch eine größere Festigkeit aufwiesen. Die Lage der Wachstumszone dicht hinter den Samenanlagen ist die denkbar günstigste. Der oberste Teil des Gynophors ist starr und fest gebaut, wie die anatomischen Untersuchungen zeigen, er bildet also ein gutes Widerlager, und nun schiebt die Streckungszone das spitze kegelförmige Organ in die Erde. Bei der tiefen Lage des Ansatzpunktes der Kraft können daher ziemlich erhebliche Widerstände überwunden werden. Eine Bestätigung der hier anatomisch festgestellten Lage der Streckungszone fand ich durch zwei Versuche. Verschiedene Gynophore wurden mit Tuschemarken in Abständen von 1 mm versehen, nach längerem Wachstum zeigte sich die größte Entfernung der Tuschemarken dicht hinter den Samenanlagen. Ferner war an Gynophoren, die durch Horizontallegen der Töpfe am Eindringen in den Boden verhindert wurden, zu sehen, daß bei Drehung der Töpfe um 90° ein Knick entstand, der seine Rundung in einer Entfernung von 8—12 mm von der Spitze hatte.

Mit Hilfe seines geeigneten Apparates dringt das Gynophor mit dem Fruchtknoten immer tiefer in den Boden ein, bis er in einer gewissen Tiefe zu schwellen beginnt. Vorläufig bleibt er aber noch in der Richtung des Gynophors stehen, bald setzt aber ein einseitiges Wachstum auf der Seite ein, die der Hauptachse der Pflanze zugekehrt ist, und bei gleichzeitigem Dickenwachstum biegt sich die Frucht soweit herum, daß sie endlich horizontal liegt. So kommt es, daß alle Früchte parallel der Erdoberfläche liegen und in radialer Richtung von der Pflanze ausstrahlen. Das Eindringen der Gynophore in die Erde geschieht nur bis zu einer gewissen Tiefe, die Früchte derselben Pflanze liegen fast sämtlich in annähernd einer Ebene, meist 4—6 cm unter der Erdoberfläche.

Nach dem Eindringen des Gynophors in die Erde bilden sich an seinem unterirdischen Teile über der Wachstumszone wurzelhaarähnliche Ausstülpungen der Epidermiszellen in großer Menge. Stockton-Pettit (8, S. 289) hat über diese eingehende Beobachtungen

angestellt und kommt zu dem Schlusse, daß sie dieselben Funktionen auszuüben haben wie die Wurzelhaare. Sie können so zur Ernährung der Frucht beitragen. Nachweisbarkeit der Säureabscheidung, Fähigkeit der Weiterentwicklung der Pflanze mit den Früchten bei Durchschneiden der Hauptwurzel und die weiter unten erwähnten physiologischen Versuche von Van der Wolk (10, S. 44) scheinen diese Vermutung zu bestätigen. Eine weitere wichtige Funktion der wurzelhaarähnlichen Organe wird die sein, das Gynophor im Boden festzuhalten, so daß der Spitze das Eindringen in den Boden erleichtert wird. Dafür spricht die Lage der Wachstumszone des Gynophors unter dem mit Haaren besetzten Teil, auch die innige Verbindung dieser Gebilde mit Erdpartikelchen beim Herausnehmen aus der Erde. Die haarartigen Ausstülpungen der Epidermis verkorken später, wie Richter (9, S. 34) nachwies. Der oberirdische Teil des Gynophors weist eine reichliche Periderm- und Lentizellenbildung auf, die Stockton-Pettit (8, S. 285) näher untersucht und beschrieben hat.

Nicht alle Gynophore kommen zur vollen Fruchtentwicklung, sondern es müssen bestimmte Bedingungen erfüllt werden. Treviranus (1) hatte schon festgestellt, daß alle Gynophore, die aus irgend einem Grunde den Erdboden nicht erreichen, verkümmern und keine Früchte ausbilden, und daß nicht einmal eine leise Schwellung der Gynophorspitze zu bemerken ist. Wie schon oben erwähnt wurde, tritt dieser Fall regelmäßig ein bei hoch über dem Boden inserierten Gynophoren, wie sie seltener zu beobachten sind. Solche Gynophore erreichten bei meinen Versuchspflanzen meistens nur eine Maximallänge von 8—9 cm, um dann schlaff zu werden und zu vergehen. Die höchsten Gynophore, die noch Früchte erzeugten, fand ich dagegen in 9 cm Höhe, sie erreichen also bei einer durchschnittlichen Tiefenlage der Frucht von 5—6 cm eine Länge von 14—15 cm. Bei den weiter unten erwähnten Versuchen mit dem Klinostaten verhinderte ich die Gynophore am Eindringen in die Erde, das längste Gynophor erreichte eine Länge von 12,5 cm, blieb dann aber im Wachstum stehen, ohne daß sich der Fruchtknoten weiterentwickelte (Taf. IX, Fig. 2). 14 Tage nach dem Stillstand im Wachstum begann der Fruchtknoten zu schrumpfen und abzusterben. Ich habe dann an einer anderen Pflanze versucht, an einem am Eindringen in den Boden verhinderten Gynophor Fruchtbildung durch Verdunkelung mit Stanniolfolie hervorzurufen, aber ohne Erfolg. Van der Wolk (10, S. 41) ist es nun neuerdings durch gut ausgedachte Experimente gelungen, die Bedingungen der Fruchtbildung festzustellen. Auch er gelangte zu dem Resultat, daß Verdunkelung des Gynophors nicht zur Fruchtbildung führt, ebenso nicht die Ausübung mechanischen Drucks auf die Spitze des Fruchtknotens. Gynophore, die in Reagenzgläsern in trocknen Boden ge-

bracht wurden, zeigten auch keine Fruchtbildung, wohl aber solche, bei denen der Boden feucht gehalten wurde. Einfache Feuchthaltung der Fruchtknoten mit Regenwasser führten auch bei Verdunkelung nicht zur Fruchtbildung, wohl aber gelang dies Van der Wolk in jedem Falle, wenn er für dauernde Befeuchtung mit konzentrierter Erdabkochung sorgte. Er schließt aus seinen Versuchen, daß „die Fruktifikation von Arachis eine Funktion der Tätigkeit chemischer Stoffe ist, die sich im Boden befinden.“ Die Aufnahme dieser Stoffe wird die Aufgabe der oben beschriebenen wurzelhaarähnlichen Gebilde sein. Der Schluß Van der Wolks, daß die Frucht vollständig selbständig für ihre Ernährung zu sorgen hat, ist wohl zu weitgehend. Daß die Erhaltung der Pflanze durch die Absorptionsorgane der Gynophore in gewissem Grade gewährleistet wird, zeigt der schon oben erwähnte Versuch von Stockton-Pettit (8, S. 289), daß die Pflanze sich nach Abtrennung des gesamten Wurzelsystems weiterentwickelte, aber nach zwei Wochen konnte doch schon das Absterben von Seitenzweigen beobachtet werden. Mark und Rindenparenchym der Gynophore sind dicht mit Stärkekörnern gefüllt, diese Reservestoffe werden auch für eine längere Erhaltung der Pflanze Sorge getragen haben.

Ich habe versucht, Klarheit zu gewinnen über die Ursachen der Krümmungsbewegungen der Gynophore. Charles Darwin (7, S. 444) hat schon versucht, diese Frage zu beantworten: „Ob die anregende Ursache der Abwärtsbewegung Geotropismus oder Apheliotropismus ist, wurde nicht ermittelt, wahrscheinlich ist es aber nicht Apheliotropismus, da alle Gynophore gerade abwärts nach der Erde wachsen, während das Licht im Warmhause von einer Seite ebensogut wie von oben eintrat.“ Stockton-Pettit (8, S. 292) meint, daß auch geringe Anzeichen dafür vorhanden sind, daß sich die Gynophore vom Licht wegbiegen. Nach meinen Untersuchungen ist die Ursache der Abwärtsbewegung der Gynophore reiner positiver Geotropismus. Mehrere Töpfe mit stark entwickelten Pflanzen, die sehr junge Gynophore trugen, wurden horizontal gelegt, mit der Öffnung dem Laboratoriumfenster zugekehrt. Die Gynophore wuchsen nun genau senkrecht abwärts, es wurde keine Beeinflussung der Richtung durch das Licht bemerkt. Als die Töpfe in derselben horizontalen Lage um 90° gedreht wurden, bogen sich die Spitzen wieder so um, daß sie vertikal abwärts wuchsen. Die Reaktion erfolgte ziemlich schnell, um 11 Uhr vormittags wurde die Drehung vollzogen, und um 2 Uhr nachmittags, also schon nach 3 Stunden, war eine deutliche Umbiegung zu bemerken, und um 6 Uhr nachmittags, also nach 7 Stunden, war die vertikale Stellung erreicht. Nach Erreichung einer Gesamtlänge von 7 cm blieben die Gynophore im Wachstum stehen und begannen nach

einigen Tagen zu schrumpfen. Ferner wurden einige Topfpflanzen im Klinostaten langsam gedreht, so daß eine Umdrehung in 10 bzw. 35 Minuten erfolgte. Die Pflanzen entwickelten sich normal weiter, und eine von ihnen bildete ein oberirdisch inseriertes Gynophor, das sich während der Drehung nicht abwärts krümmte, sondern die ursprüngliche Wachstumsrichtung beibehielt, also nahezu parallel zur Topfoberfläche sich in die Luft streckte. In der Zeit vom 23. Juli bis 15. August 1915 erreichte es eine Länge von 12,5 cm, blieb dann aber im Wachstum stehen, wie schon oben gezeigt wurde (Taf. IX, Fig. 2). Auch hier war trotz dauernder einseitiger Beleuchtung kein Einfluß des Lichtes zu bemerken. Die richtende Kraft beim Eindringen des Gynophors in die Erde ist also positiver Geotropismus.

Nach der Erreichung einer durchschnittlichen Tiefenlage von 5 cm erfolgt eine geotropische Umstimmung, die Früchte biegen sich, wie oben dargestellt wurde, durch einseitiges Wachstum so um, daß sie horizontal im Boden liegen. Das ist die Regel, ich habe beim Herausnehmen der Pflanzen aus dem Boden unter Hunderten von Früchten nur eine gefunden, deren Achse die gradlinige Verlängerung des Gynophors bildete. Es findet eine Umstimmung von positivem zu Diageotropismus statt, wie ich experimentell nachweisen konnte. Bei der Freilegung der unterirdischen Teile einer der Pflanzen, die mehrere Wochen horizontal gelegen hatten, war eine der Früchte horizontal in der Richtung des Gynophors weitergewachsen, sonst hatte sie sich normal weiterentwickelt (Taf. IX, Fig. 3). Die auf der Abbildung sichtbare Umbiegung der anderen Früchte rührt daher, daß sie schon fertig entwickelt waren, als die Horizontallegung des Topfes erfolgte. Bei einer im Klinostaten gedrehten Pflanze machte ich eine ähnliche Beobachtung. Ein Gynophor, das sich erst während der Drehung entwickelt hatte, war in dem Winkel, den es ursprünglich mit dem Seitenzweig bildete, weitergewachsen, und auch die Frucht entwickelte sich in derselben Richtung weiter (Taf. IX, Fig. 4). Die Frucht in der Mitte der Abbildung war gerade beim ersten Umbiegen, als die Drehung einsetzte, die weitere Biegung wurde aufgehalten. Die beiden nahezu voll entwickelten Früchte hatten schon ihre Gestalt, als die Drehung begann, aber der Einfluß der Drehung zeigt sich darin, daß sie die normale Horizontallage nicht ganz erreicht haben. So ist erwiesen, daß sich bei der Entwicklung der Früchte von Arachis eine Umstimmung von positivem Geotropismus zu Diageotropismus zeigt. Ob aus der annähernd konstanten Tiefenlage der Früchte auf eine Reizwirkung des Lichtes geschlossen werden kann, wie Van der Wolk tut, erscheint mir fraglich.

Das Durchdringen der Erdoberfläche geschieht durch die bloße Kraft des Wachstums, die oben gezeigte Lage der Wachstumszone

dicht über den Samenanlagen ist dazu die geeignetste. Charles Darwin (7, S. 444) stellte durch seine bekannten Versuche fest, daß auch beim Gynophor von Arachis eine zirkumnutierende Bewegung der Spitze das Eindringen begleitet. Es ist fraglich, ob dieser Bewegung eine wesentliche Bedeutung zukommt.

Van der Wolk (10, S. 40) hat, ohne es bewiesen zu haben, auch positiven Geotropismus und Diageotropismus („parallelotropic") als richtungsändernde Ursachen angenommen. Daraus zieht er den merkwürdigen Schluß, daß die Frucht von Arachis, da sie sich in dieser Beziehung wie ein Rhizom verhält, nicht nur eine scheinbare Frucht ist, sondern ein Rhizom. „It will astonish the reader to learn that this fruit is not a fruit, but a mock fruit." Er meint, daß der Fruchtknoten im jugendlichen Stadium vom „receptacle" kragenförmig umhüllt ist, das sich dann schließt und die eigentliche Frucht dauernd umgibt. Goebel (20, S. 346 Fußnote) weist diese Anschauung schon zurück. Die erläuternden Zeichnungen Van der Wolks sind sehr hypothetischer Natur, eine einfache anatomische Untersuchung zeigt, daß das „stalk-like organ" das Gynophor ist und das „receptacle" die äußeren Zellschichten des Fruchtknotens und später der Fruchtschale.

Anatomische Verhältnisse bei der Fruchtentwicklung.

Die Blüte von Arachis hypogaea ist als nahezu sitzend zu bezeichnen, wie oben gezeigt wurde. In der sehr jungen Knospe ist die Höhlung des Fruchtknotens im unteren Teile noch nahezu rechteckig, dann beginnen an dieser Stelle lebhafte Zellteilungen, wie Stockton-Pettit (8, S. 283) näher untersuchte und abbildete, so daß die Höhlung unten abgerundet wird. Das ist das erste Stadium der Gynophorbildung.

Nun beginnt schon in der Knospe vor dem Aufblühen eine weitere Streckung, so daß zwischen der Höhlung des Fruchtknotens und der Ansatzstelle 20—25 Zellagen zu bemerken sind (Abb. 1). Die Streckungszone liegt zwischen der 10. und 15. Zellschicht. Der von dem Kelchtubus, der außen mit spitzen einzelligen Haaren besetzt ist, eingehüllte Fruchtknoten ist langgestreckt, vorn kegelförmig zugespitzt und trägt auf der Spitze, nicht genau terminal, sondern median nach vorn verschoben, den Griffel. Der dargestellte Schnitt (Abb. 1) ist also nicht median. Der Fruchtknoten ist umschlossen von einer Epidermis, deren Zellen ziemlich kubisch und starkwandig sind, sie ist schon hier mit einer verhältnismäßig starken Kutikula überzogen. Darunter liegen ungefähr vier Reihen sehr gleichmäßig ausgebildeter Zellen, die im Längsschnitt rechteckig aussehen und deutliche Längs- und Querreihen bilden. In diesen Zellen sieht man überall deutlich

eingeschobene Längswände, es findet also eine lebhafte Längsteilung statt. Unter diesen gestreckten Zellen liegen ungefähr vier Schichten kleinerer kubischer Zellen mit dichtem plasmatischem Inhalt. Den Abschluß nach der Fruchtknotenhöhlung zu bildet wieder eine Schicht größerer kubischer Zellen. Unterhalb der Samenanlagen besteht das Gewebe aus gleichmäßigeren Zellen, sie sind kürzer und zeigen durch die ganze Breite hindurch reihenweise Anordnung. Zwischen ihnen beginnen sich die Gefäßbündelstränge herauszudifferenzieren. Deutliche Ausbildung von Querwänden kennzeichnet weiter unten die Streckungszone. Der zuletzt beschriebene Abschnitt bildet sich später zu dem Gynophor aus. In der Fruchtknotenhöhle liegen die Samenanlagen, in diesem Falle vier. Sie liegen dicht aneinander und bekommen daher eine charakteristische eckige Form mit leichten Abrundungen.

Nach dem Verblühen und Abfallen der Blütenhülle beginnt die deutliche Streckung und Umbiegung des Gynophors. Der Griffel fällt ab und hinterläßt einen Rest, der durch braunes Wundgewebe verschlossen wird. Abb. 2 stellt einen Längsschnitt durch eine junge Gynophorspitze mit Fruchtknoten dar, der Schnitt liegt, da der Griffelrest getroffen werden sollte, nicht median. Es hat eine weitergehende Differenzierung der Gewebe stattgefunden. Die Epidermis hat höhere Zellen ausgebildet, die noch dickwandiger geworden sind, die Kutikula hat sich bedeutend verdickt. Die Folge davon ist, daß die Spitze makroskopisch als straffer, glänzender Kegel erscheint. Bei den Zellen, die die Samenanlagen einschließen, ist die horizontale und vertikale Reihenanordnung noch zu erkennen. Die in der jungen Anlage durch Einschiebung von Längswänden gebildeten Zellen haben ihre volle Größe angenommen, und an einzelnen Stellen ist auch die beginnende Einschaltung von Querwänden zu beobachten. In diesem Stadium findet also noch ein gewisses Längen- und Dickenwachstum statt. Bei dem weiteren Wachstum des Gynophors bleibt die Entwicklung des Fruchtknotens aber stehen, die Spitze behält dieselbe Form und Größe. Die kleinlumigen Zellen des jungen Gynophors haben sich differenziert in den äußeren Lagen in die Elemente der Gefäßbündel und in Bastfasern, dann in das wenigzellige Zwischengewebe der Gefäßbündel und in das Markgewebe, das die Samenanlagen im ganzen Umkreise umgibt. Auch im Gynophor ist die reihenförmige Anordnung der Zellen erhalten geblieben, Gefäßbündel und begleitende Baststränge haben sich deutlich abgegliedert, und vor den Gefäßbündeln bilden sich nach innen zu die mehr oder weniger starken Gerbstoffschläuche, die allen Teilen der Pflanze eigentümlich sind. Die Streckungszone, die die oben beschriebene Lage behalten hat, ist deutlich zu erkennen. Der Griffelrest beginnt sich umzubiegen,

die Epidermiszellen der konvexen Seite erreichen eine bedeutende Höhe. Bei dieser Gestalt bildet er kein Hindernis beim Eindringen der Spitze in die Erde.

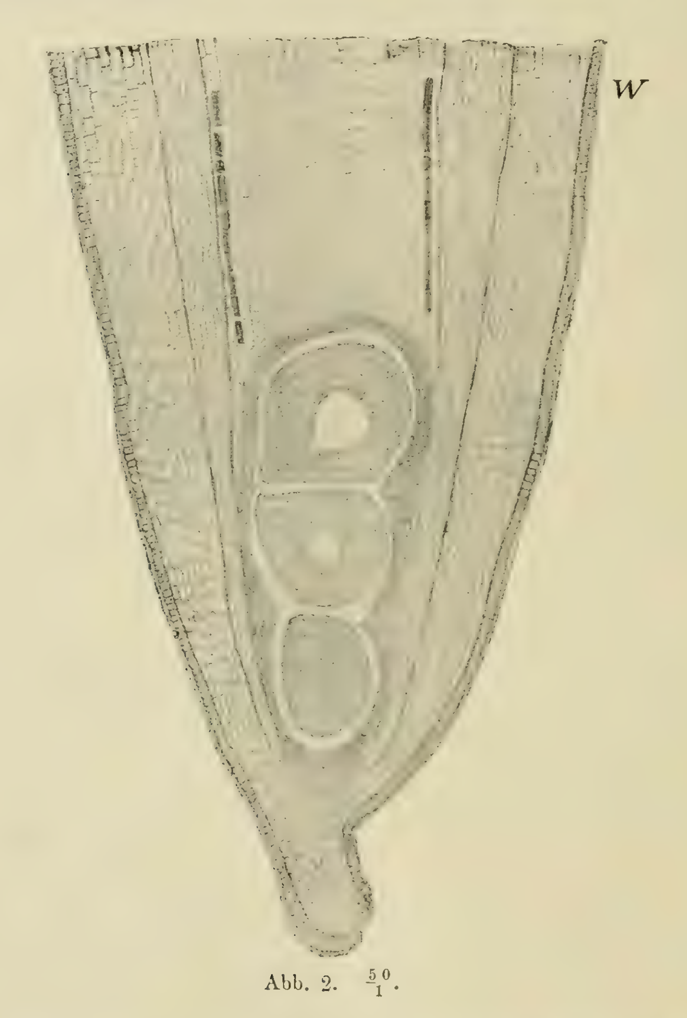


Abb. 2. $\frac{50}{1}$.

Ein medianer Längsschnitt durch dieselbe Spitze zeigt im wesentlichen dieselben Verhältnisse. Die reihenförmige Anordnung der Zellen an der Spitze ist deutlicher zu erkennen. Auf diese Weise ist für eine gute Festigung der Spitze Sorge getragen.

Auch ein Querschnitt durch die Spitze des Fruchtknotens zeigt das feste Gefüge der Zellen. Unter den hohen Epidermiszellen, die von einer dicken Kutikula überzogen sind, liegen die im Querschnitt rechteckigen Zellen in deutlichen radialen und konzentrischen Reihen. Das hier noch stattfindende Dickenwachstum erfolgt durch Einschiebung

von tangentialen und radialen Wänden in großer Zahl. Die inneren Zellen, aus denen das Mark entsteht, sind annähernd kreisförmig im Querschnitt. Es zeigt sich auch hier wie auf Längsschnitten durch die Spitze eine gewisse äußere Ähnlichkeit mit der Gliederung der Wurzelspitzen in Plerom, Periblem und Dermatogen.

Erst nach dem Eindringen des Fruchtknotens in die Erde und bei Erreichung einer gewissen Tiefenlage treten neue Veränderungen ein. Der Fruchtknoten beginnt zu schwellen und sich umzubiegen (Abb. 3). Durch Einschiebung von Längswänden vergrößert sich der Abstand zwischen den Gefäßbündeln, die die Samenanlagen umschließen, und der Oberfläche, ferner schieben sich Zellschichten ein zwischen den Gefäßbündeln und dem füllenden Mark. Dieses erfährt durch Einschiebung von Zellwänden in verschiedenen Richtungen eine bedeutende Vermehrung, auch nach oben dehnt es sich aus, so daß es im ganzen auf dem Längsschnitt zugespitzt-elliptisch aussieht. Die Grenze des Füllmarks gegen das übrige Gewebe wird deutlich gekennzeichnet durch spindelförmige prosenchymatische Zellen. In diesem Stadium ist oft zu bemerken, wie

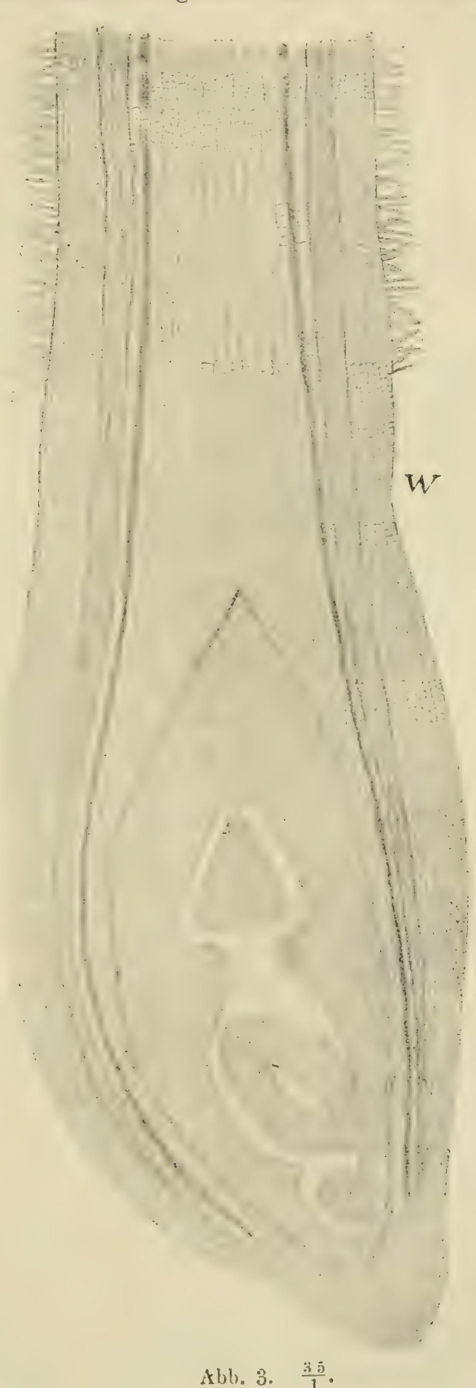


Abb. 3. $\frac{35}{1}$.

von den 3 bis 4 ursprünglichen Samenanlagen 1 bis 2 verkümmern. Der Griffelrest ist weiter rückgebildet. Über der Wachstumszone beginnt die Bildung der oben erwähnten wurzelhaarähnlichen Epidermisausstülpungen. Die Wachstumszone ist noch schwach angedeutet, das Längenwachstum des Gynophors ist nahezu eingestellt. An der konvexen Seite setzen nun lebhafte Zellteilungen ein, neue Zellwände werden in verschiedenen Richtungen eingeschoben, vor allem radial, und zwar in der Strecke vom oberen Ende des Füllmarks bis zur Mitte der Samenanlagen. Auf diese Weise bildet sich eine deutliche Umbiegung aus.

Nun beginnt in der ganzen Frucht eine lebhafte Zellteilung, die Markzellen werden größer und runden sich ab, innerhalb und außerhalb der Gefäßbündel wird Parenchym in großer Menge gebildet. Unter der Epidermis bildet sich Phellogen, und es setzt eine lebhafte Korkbildung ein. Die obersten Lagen werden als Schuppenborke abgestoßen, und so bekommt die Frucht von Arachis schon in jüngeren Entwicklungsstufen ihre charakteristische rauhe Oberfläche. Nach beendigtem Dickenwachstum wird das Phellogen dann völlig verbraucht. Die Frucht wird von 12 bis 14, meistens 13 Gefäßbündeln durchzogen, die durch zahlreiche Querstränge verbunden sind. Bei der reifen Frucht treten sie als charakteristische netzartige Zeichnung hervor.

Die unter der Erdoberfläche liegende Frucht muß eine gewisse Druckfestigkeit besitzen, die Hülse wird daher innen durch eine mechanische Gewebeschicht von stark verholzten Zellen geschützt, die sich aus den prosenchymatischen Zellen an der Grenze des Füllgewebes bilden (Abb. 4). Nach außen verlaufende Stränge umgeben schutzscheidenartig die Gefäßbündel. So ist für eine innere Versteifung Sorge getragen. Eine genaue Beschreibung der Gewebselemente gibt Richter (9, S. 3).

In der Hülse liegen ohne trennende Scheidewände die etwa haselnußgroßen Samen, die schräg nebeneinander angeordnet sind. Sie sind umschlossen von einer dünnen roten Testa, unter der die ölreichen Kotyledonen liegen. Die Anatomie der Samen, die eine Reihe von Abnormitäten gegenüber den Samen der übrigen Papilionaten aufweisen, behandeln Mattirolo und Buscalioni (21) in einem besonderen Abschnitt ihrer Untersuchungen über die Samenschalen der Papilionaceen. Die Frucht zeigt keine Anlage einer Naht, sie springt infolgedessen auch nicht auf, wie Engler (15) feststellt.

Über die Entwicklung und Anatomie des Gynophors hat Stockton-Pettit (8, S. 282) eingehende Untersuchungen angestellt. Das Gynophor ist ein festes stengelartiges Organ, das in seinem Bau dem

dikotylen Stengel, in seiner Entwicklung einer Wurzel gleicht. Durch die 13 darin verlaufenden Gefäßbündelstränge wird es genügend gefestigt. Die im Querschnitt sehr großen Gefäßbündel enthalten zwischen sich nur wenig Parenchymzellen, so daß ein fast geschlossener Festigungszylinder entsteht. Nach außen sind die Gefäßbündel überlagert von breiten, sichelförmigen Baststrängen, die sehr bald verholzen. Bei diesem anatomischen Bau ist das Gynophor zum Einschieben der Frucht in die Erde gut geeignet.

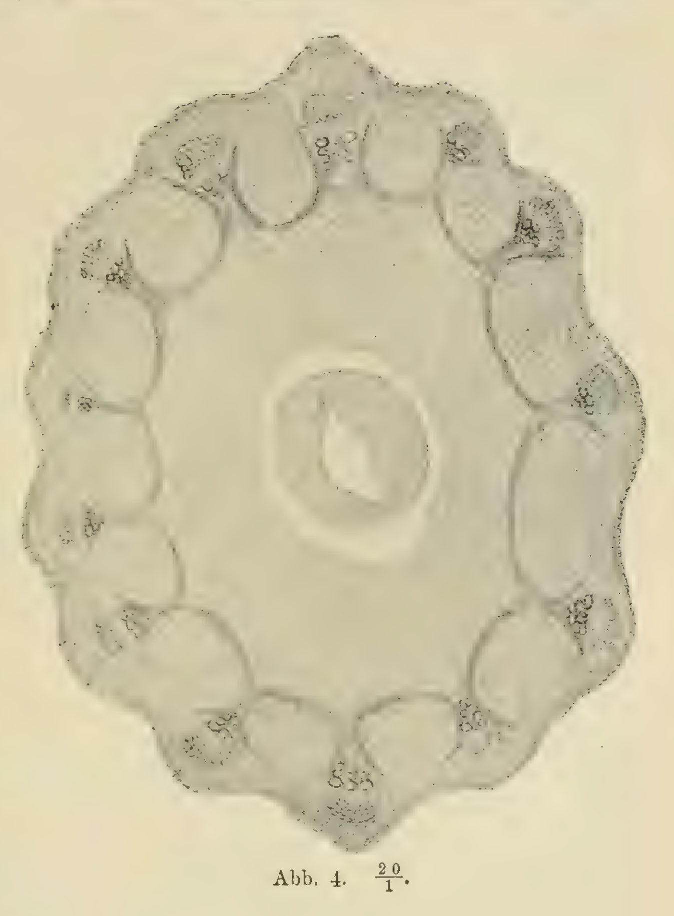


Abb. 4. $\frac{20}{1}$.

2. Kerstingiella geocarpa.

Beschreibung der Pflanze.

Kerstingiella geocarpa Harms, die Kandelabohne, ist 1905 von Kersting in Togo entdeckt worden und von Harms (5) benannt und als neue Art beschrieben worden. Er stellt sie systematisch zu den Phaseoleae, nicht weit von Dolichos (14, S. 651). Sie ist eine Kulturpflanze der Eingeborenen und ist bisher nur an wenigen Stellen gefunden worden. Nach Kersting kommt sie in dem von ihm erst erschlossenen nördlichen Teil des Bezirks Sokodé-Basari vor, dann ist sie nach Chevalier (22), der sie als Voandzeia Poissonii beschrieb, im Dahomey zu finden, und wahrscheinlich kommt sie auch in Britisch-

Nigerien vor. Nach Harms wird sie sicher noch häufiger angebaut, wird aber oft wegen ihrer äußeren Ähnlichkeit mit Voandzeia subterranea übersehen worden sein. In wildem Zustande ist die Pflanze anscheinend nicht bekannt. Kerstingiella hat einen niederliegenden schwach behaarten Stamm mit zahlreichen hin- und herkriechenden Seitenzweigen. Die starke Pfahlwurzel trägt ein weit verzweigtes System von Nebenwurzeln, an den Knoten der niederliegenden Stengel entspringen starke Büschel von Adventivwurzeln. Die dreizähligen Blätter haben sehr lange, senkrecht stehende Blattstiele, die großen ganzrandigen Blättchen sind kurz gestielt und elliptisch oder verkehrt eiförmig. In den Blattwinkeln stehen zahlreiche, zu zweien oder dreien auf einem kurzen gemeinsamen Blütenstiel sitzende Blüten, aus denen sich Früchte entwickeln, die durch ein senkrecht abwärts wachsendes Gynophor in die Erde versenkt werden und dort zur Reife gelangen. Die Frucht ist eine meist zweisamige gefächerte Hülse von ungefähr 2 cm Länge und 1 cm Höhe, die seitlich stark zusammengedrückt ist, in jedem Fach liegt ein kleiner Same von länglich-eiförmiger Gestalt, der ungefähr 8 mm lang und 6 mm breit ist. Nach Harms sind bisher drei Varietäten bekannt, eine mit schwarzen, eine mit weißen und eine mit hellrötlich-bräunlichen Samen.

Biologische Verhältnisse bei der Fruchtentwicklung.

Zur Kultur der Pflanze standen mir keimfähige Samen der weißsamigen und schwarzsamigen Varietät in genügender Zahl zur Verfügung. Sie stammten aus dem Bezirk Sokodé-Basari und waren 1912—13 gesammelt worden. Im Spätsommer 1914 wurden schon einige Samen ausgelegt, aber die Pflanzen entwickelten sich nur bis zur Ausbildung des ersten Blattpaares, um dann im Wachstum stehen zu bleiben. Mitte April 1915 wurden dann Samen in größerer Zahl in Samenkästen ausgesät, sie keimten im Warmhaus schon nach vier Tagen und erzeugten kräftige Keimpflanzen, die nach einigen Tagen in Töpfe gesetzt wurden. Die Keimung erfolgt epigäisch, die ergrünenden fleischigen Kotyledonen bleiben ziemlich lange erhalten. Das erste, schon nach einigen Tagen erscheinende Blattpaar zeigt eine von der normalen Form der Blätter stark abweichende Form. Diese Primärblätter sind sehr groß, schmal lanzettförmig und bleiben sehr lange erhalten. Sehr bald bilden sich die ersten dreizähligen Laubblätter. Nach der Bildung des zweiten oder dritten Blattpaares wurden die Pflanzen in bedeckte Kästen im Freien ausgepflanzt. Am besten entwickelten sie sich in etwas lockerem, sandgemischtem Boden, der zur genügenden inneren Erwärmung eine Kompostunterlage erhielt. Es wurde immer für eine Bodentemperatur von 18—20° und eine Lufttemperatur von 28—30° gesorgt, ferner für reichliche Besonnung,

die Pflanzen wurden nicht zu feucht gehalten. Die jungen Pflanzen wuchsen mit kräftigem Hauptstamm senkrecht aufwärts und entwickelten bei einer Höhe von 15—20 cm 4—5 Blattpaare, in deren Blattwinkeln schon einzelne Seitenzweige auftraten. Die ungefähr fünf Wochen alten Pflanzen begannen sich dann allmählich umzulegen, indem sich der Hauptstamm an der Stelle des Heraustretens aus der Erde umbog. Diese Abwärtsbiegung geschieht passiv durch die Schwere des oberen Teiles der Pflanze, den der lange Hauptstengel nicht mehr tragen kann. Nachdem die Seitenzweige und Blätter den Erdboden erreicht hatten, begannen sie sich neu zu orientieren. Die Seitenzweige legten sich auf den Boden, und die Blätter, die an ihrer Ansatzstelle dicke Polster bilden, richteten ihren Stiel senkrecht auf. Die Blätter stützen sich dabei auf ihre Polster, und die zwei Reihen der gegenständigen Blätter tragen vorläufig die niederliegenden Seitenzweige, die nun schneller in die Länge wachsen. Nun bilden sich an den Knoten dichte Büschel von Adventivwurzeln, die die Zweige fest an den Boden ziehen. Nach und nach entwickeln sich zahlreiche Seitenzweige höherer Ordnung, die sich in eigenartiger zickzackartiger Weise auf dem Boden ausbreiten, wobei der Winkel zwischen den Zweigen meist gegen 90° beträgt. Es entsteht ein dichtes Gewirr von Seitenzweigen, so daß eine Bodenfläche von 30—40 cm Durchmesser bedeckt ist.

Wenn die Pflanzen ungefähr 2½—3 Monate alt sind, bilden sich die ersten Blüten, die zuerst vereinzelt an den der Hauptachse näheren Teilen der Seitenzweige entstehen, dann aber auch nach und nach an den entfernteren Teilen. Sie stehen meist zu zweien oder dreien fast sitzend an einem kurzen Infloreszenzstiel in den Blattwinkeln. Von Anfang Juli bis Mitte September erzeugten die Pflanzen sehr zahlreiche Blüten, die längs der niederliegenden Zweige dicke Polster bilden. Die Blüten der weißsamigen Varietät sind elfenbeinfarben und haben ungefähr die Größe der Blüte von Arachis, sie sind nach dem Typus der Papilionatenblüte gebaut. Im Knospenzustande schließen die Blütenteile fest zusammen. Der behaarte Kelch, der zwei schmale, spitze Vorblätter trägt, ist vierzipfelig (nach Harms fünfzipfelig). Der oberste, vor dem Vexillum stehende Zipfel ist breiter als die drei andern, die dichter zusammenstehen. Im Knospenzustande, der ziemlich lange anhält, umschließt das Vexillum die andern Blütenteile und ist dann grünlich gefärbt. Beim Aufblühen richtet sich das Vexillum von seiner Mitte an auf, ähnlich wie es bei Arachis der Fall ist. Es ist sehr kurz gestielt, breit herzförmig (breiter als auf der Zeichnung von Harms [5, Taf. III]) und längs der Mittellinie deutlich gekielt. Oben befindet sich ein tiefer Einschnitt, zu beiden Seiten der Mittellinie zieht sich von der Mitte bis

zum Grunde je eine starke fleischige Leiste herunter. Die Aderung tritt als etwas dunklere Zeichnung deutlich hervor. Bei der Öffnung der Blüte werden auch die lang genagelten, sehr schmalen Alae sichtbar, die zuerst den Rändern der Carina dicht ansitzen, dann sich aber seitlich in ihrer Mitte abheben, während sie am Vorder- und Hinterende an der Carina liegen bleiben. Die beiden Hälften der Carina sind bis an die Spitze verwachsen. In ihr liegen die Staubgefäße, von denen eins frei ist, die verwachsenen neun sind im letzten Ende frei; die Antheren sind nahezu kugelig. Der Fruchtknoten steht im Grunde der Kelchröhre und trägt an seiner Spitze, median nach vorn verschoben, den fadenförmigen Griffel, dessen Narbe bei der reifen Blüte mitten zwischen den Antheren steht. Die Narbe ist köpfchenförmig und zeigt schon bei Lupenvergrößerung deutliche Papillen. Am Grunde des Narbenköpfchens entspringt ein dichter Kranz von einzelligen Haaren, die noch über die Narbe hinausragen.

Wie die Befruchtung erfolgt, habe ich nicht aufklären können. Wie schon Harms feststellte, weisen die Blüten keinerlei Reduktionserscheinungen auf, er konnte auch nicht feststellen, ob sich die Blüten öffnen, ihm scheint nur Knospenmaterial vorgelegen zu haben; denn das, was er auf Tafel III (5) zeichnet, ist nicht die geöffnete Blüte, sondern die völlig geschlossene Knospe. Wie oben gezeigt wurde, öffnet sich die Blüte ganz normal, Kleistogamie liegt also nicht vor. Ich konnte auch nicht beobachten, daß die Pflanze zweierlei Blüten erzeugt, sie sind alle chasmogam. Der Bau der Blüte und die lebhafte Färbung deuten auf Insektenbestäubung hin. Zwar liegen die Blüten dicht am Boden, verdeckt von einem ziemlich dicht geschlossenen Blätterdach, doch zeigen die Polster von Blüten eine leuchtende Fläche, die sich von dem dunklen Boden gut abhebt. Ich habe aber trotz vieler Beobachtungen keine Insekten an den Blüten gesehen, die für die Bestäubung in Frage kämen. Der eine Kasten im Garten blieb fast immer geschlossen, so daß Insekten kaum eindringen konnten, und trotzdem zeigte sich reicher Fruchtansatz. Ferner bedeckte ich mehrere Pflanzen mit engmaschigen Drahtgazekästen, ehe die Blütenentwicklung einsetzte. Ich versenkte sie einige Zentimeter in die Erde und behäufte sie rundherum mit Erde, damit auch kriechende Insekten gegebenenfalls zurückgehalten wurden. Trotzdem bildeten diese bedeckten Pflanzen in normaler Weise Früchte. Bei der Lage der inneren Blütenteile scheint Insektenbestäubung überhaupt ausgeschlossen zu sein. Staubfadenröhre und Griffel sind von der Carina fest umschlosen, ihr vorderes Ende ist auch nach oben zu ein Stück zugewachsen, so daß Antheren und Narbe ganz eingehüllt sind. Ein Freilegen dieser Teile durch Druck auf die Carina ist nach meinen Versuchen an zahlreichen Blüten unmöglich. Klappmechanismus,

Pumpvorrichtung und ähnliche Mechanismen, wie sie bei Schmetterlingsblütern sonst auftreten, sind nicht vorhanden. Die Blüte ist geruchlos, auch habe ich in ihr nie Honig bemerken können. Es bleibt also die Annahme übrig, daß trotz der äußeren Schauapparate Selbstbestäubung stattfindet, während die Pflanze in früheren Entwicklungsstufen durch Insekten bestäubt wurde. Für Autogamie spricht auch die Stellung der Narbe mitten zwischen den Antheren bei der geöffneten Blüte. Der Haarkranz, der die Narbe umschließt, unterstützt dabei in wirksamer Weise das Auffangen des Pollens. Die Pollenkörner sind ziemlich groß, im Durchschnitt 50—55 μ, und in den Pollenfächern in großer Zahl vorhanden. Sie haben die Form eines Tetraëders mit abgerundeten Ecken. Auf den Narben der geöffneten Blüten habe ich fast immer dichte Pollenmassen beobachten können. Ich habe dann eine ganze Reihe von Blüten, auf deren Narbe ich Pollen bemerkt hatte, mit dem Mikrotom geschnitten, ich konnte aber nie gut entwickelte Pollenschläuche beobachten, nur in einem Falle sah ich einen kurzen Pollenschlauch, der kaum erst über den Grund des Narbenköpfchens hinausgewachsen war. Hier können erst weitere Untersuchungen Klarheit schaffen.

Neben weißen Samen wurden auch die der schwarzsamigen Varietät ausgesät. Diese Pflanzen wichen in ihrem Verhalten in verschiedenen Punkten von den oben beschriebenen Verhältnissen der weißen Varietät ab. Die aus den schwarzen Samen gezogenen Pflanzen entwickelten sich von Anfang an langsamer, die Bildung der ersten normalen Laubblätter erfolgte später, ebenso das Umlegen der Pflanze und das Erscheinen der ersten Blüten. Die Blätter sind kleiner, auch etwas dunkler grün, das Mesophyll ist zwischen den Adern mehr aufgewölbt. Die Seitenzweige werden länger, machen auch nicht so scharfe Zickzackbewegungen, sie verbreiten sich mehr radial nach Art der Ausläufer, da die Internodien länger werden. Die Blüten stehen nicht so gehäuft in der Nähe der Hauptachse, sondern mehr an entfernteren Knoten, dort sind auch die meisten Früchte zu finden. Die Blüten sind deutlich kleiner als die der oben beschriebenen Varietät, Vexillum und Alae sind hell- oder dunkelviolett gefärbt oder gestreift, das Vexillum richtet sich beim Aufblühen nur wenig auf. Die Blüten machen einen unscheinbaren Eindruck, heben sich auch wenig von dem Grün des Sprosses und von der Farbe der Erde ab. Der innere Blütenbau und die Fruchtentwicklung entspricht im übrigen den Verhältnissen bei der weißen Varietät.

Da die Lebensbedingungen der Pflanze schwer zu treffen sind, gelang es mir zuerst nicht, Pflanzen weiter als bis zur Blüte zu bringen, erst als die Pflanzen einer lebhaften Besonnung ausgesetzt

wurden, kam es zur Fruchtbildung. Der warme Sommer 1915 trug viel dazu bei, daß sich die Pflanzen günstig weiterentwickelten. Nach mehrtägiger Blütezeit welkten die Blüten nur sehr langsam; während die Blütenteile noch in schlaffem, fleischigem Zustande erhalten blieben, trat oft schon aus dem Grunde der Carina der wachsende Fruchtknoten hervor, der an seiner Spitze noch längere Zeit den verwelkten Griffel mit der Narbe trug. Nach kurzem, geradlinigem Wachstum krümmt er sich stark erdwärts, so daß oft aus den noch normal aussehenden Blütenteilen der Fruchtknoten als gekrümmtes, 5 mm langes grünes Gebilde heraussieht. Es kommt nun zu der Bildung eines Gynophors wie bei Arachis hypogaea, indem sich der Grund des Fruchtknotens zu strecken beginnt und ein stengelartiges Organ bildet, das an seiner Spitze den Fruchtknoten trägt. Das Gynophor ist ein gerades, im Querschnitt fast kreisrundes, 1,5—2 mm dickes Gebilde von anfänglich grüner Farbe, das am oberen Teil behaart, unten kahl ist. Auf der Vorderseite läuft eine schmale Rinne entlang, die Fruchtanlage hebt sich schon beim jungen Gynophor deutlicher ab als bei Arachis (Taf. IX, Fig. 5), an dieser Stelle erscheint er etwas eingedrückt, so daß nach hinten zu eine scharfe Kante entsteht und nach vorn zu eine breite Fläche, wie auch der Querschnitt zeigt (Abb. 8). Die Spitze liegt nach vorn zu verschoben, dort sind auch die Reste des Griffels als kleiner Anhang von 0,5—1 mm Länge zu beobachten. Am oberen Ende des Gynophors bleiben die Reste des Kelches noch ziemlich lange erhalten.

Dieses Aussehen behält das Gynophor mit dem Fruchtknoten, bis letzterer in die Erde eingedrungen ist. Der in der Erde befindliche Teil erbleicht und färbt sich hellbraun, und nach Erreichung einer Tiefenlage von 1—2 cm beginnt der Fruchtknoten deutlich zu schwellen, so daß er keulenförmig aussieht. Dann stellt sich lebhaftes Wachstum auf der schmal zulaufenden hinteren Seite des Fruchtknotens ein, bis der nun auch in Länge und Dicke wachsende Fruchtknoten mit dem Gynophor einen Winkel von annähernd 90° bildet. Es werden meist zwei Samenanlagen ausgebildet, seltener nur eine. Der dem Gynophor näher liegende Same entwickelt sich schneller, so daß meist eine durch eine Einschnürung deutlich zweigliedrige Hülse entsteht, die zwei ungleiche Teile zeigt (Taf. IX, Fig. 5). Beide Hülsenglieder bilden oft auch einen stumpfen Winkel miteinander. Die Übergangsstelle vom Gynophor zur Frucht verbreitert sich mehr und mehr, so daß bei Kerstingiella ein allmählicher Übergang zu finden ist. Der Winkel der Hülse mit dem Gynophor verkleinert sich oft noch beim Dickenwachstum der Frucht. Die Spitze mit dem Griffelrest zeigt dabei stets nach oben. Die Hülse ist seitlich stark zusammengedrückt, so daß sie bei einer Höhe von 12—15 mm nur eine Dicke von 4—5 mm

aufweist. Die unreife Hülse ist blaßfarbig, weiß bis hellbraun, und ist an der Außenkante von einer Riefe überzogen, die häufig blaßrot gefärbt ist. Die Zahl der von einer Pflanze gebildeten Früchte ist sehr groß, ich zählte 25—88 Früchte und entwicklungsfähige Gynophore an den im September aus dem Boden genommenen Pflanzen, und dabei waren noch zahlreiche Knospen und Blüten vorhanden. Die meisten Gynophore und Früchte hatten sich im näheren Umkreise der Hauptwurzel gebildet.

Leider gelang es mir nicht, die Früchte bis zur Reife zu bringen, da sich nach Mitte September einige Male starke Nachtfröste einstellten, so daß die Pflanzen anfingen abzusterben. Nach Harms (5, S. 226) ist die Wandung der reifen Frucht gelblich oder schmutzig bräunlich weiß, dünn, zerbrechlich, krustenartig, etwas runzelig. Die Hülsenglieder sind durch eine dünne Querwand geschieden und enthalten einen Samen. Der kleine Same, der länglich-eiförmig und seitlich etwas zusammengedrückt ist, hat eine dünne Schale und einen kleinen länglichen Nabel.

Das Wachstum des Gynophors erinnert sehr an die Verhältnisse bei Arachis. Bei Kerstingiella liegen die Ansatzstellen der Blüten meist ziemlich nahe über dem Erdboden, auch sind die Blüten ziemlich deutlich seitlich an den Sprossen inseriert. Daher wachsen die jungen Gynophore wenig geradeaus, sondern biegen sich aus dem Blütengrunde heraus sofort nach dem Erdboden zu. Daß sich Gynophore erst über den Stengel hinwegkrümmen, wie Harms an konserviertem Material feststellte, habe ich nicht beobachten können. Die Wachstumsrichtung der Gynophore ist meist annähernd vertikal, bei den herausgehobenen Pflanzen sah man zwischen den Adventivwurzeln die zahlreichen Gynophore annähernd parallel senkrecht abwärts streben. Infolge der dicht über dem Erdboden liegenden Ansatzstelle erreichen die Gynophore nicht die Länge wie bei Arachis. Die durchschnittliche Länge betrug 3—5 cm, wovon 1—2 cm unter der Erde lagen. Ebenso wie bei Arachis bildet die Fruchtanlage eine für das Eindringen in den Boden geeignete Spitze; die seitliche Zusammenpressung gibt ihr hier mehr eine günstige Keilform. Die Wachstumszone liegt auch hier dicht über der Fruchtanlage, wie Tuschemarkierungen und anatomische Untersuchungen bewiesen (Abb. 5).

Die Ursache der Abwärtsbewegung der Gynophore wird wahrscheinlich auch positiver Geotropismus sein; denn bei einer umgekippten Pflanze wuchsen die Gynophore nicht in der Verlängerung der jetzt schräg stehenden Blattstiele weiter, sondern wendeten sich senkrecht abwärts. Das Umbiegen der Frucht in der Erde in eine annähernd horizontale Lage scheint auch eine Folge von Diageotropismus zu sein, da der ganze Vorgang wie bei Arachis abläuft. Einen exakten

experimentellen Beweis konnte ich bei Kerstingiella nicht erbringen, da sich die empfindliche Pflanze als nicht geeignet für Topfkulturen erwies.

Während bei Arachis nur solche Gynophore Früchte bilden, die in den Erdboden eindringen, können sich bei Kerstingiella alle Fruchtknoten weiterentwickeln. Einige Pflanzen waren beim Auflockern des Bodens mit den Adventivwurzeln aus dem Boden gerissen worden und waren durch das Übergewicht des Laubes umgekippt. Die schon angelegten Gynophore entwickelten sich normal weiter und erzeugten Früchte, wenn sie eine Länge von ungefähr 4 cm erreicht hatten. Es bildeten sich auch neue Gynophore, die sich genau so verhielten. Ich habe darauf einige Pflanzen mit den Adventivwurzeln aus dem Boden gehoben und an Pflöcken befestigt, so daß die Seitenzweige dem Boden ferngehalten wurden, es begann dieselbe Fruchtentwicklung, wie eben beschrieben wurde. Andere Pflanzen, die vor der Entwicklung von Blüten vom Erdboden ferngehalten wurden, und auch an der Bildung von Adventivwurzeln verhindert wurden, erzeugten keine Blüten und Früchte. Es scheint also, daß die Blütenbildung abhängig ist von der Ernährung der Pflanze durch die Adventivwurzeln. Bei den oben erwähnten Pflanzen, die ihre Früchte oberirdisch entwickeln, waren Adventivwurzeln in großer Zahl vorhanden. Daß eine gewisse Beeinflussung stattfinden muß, geht daraus hervor, daß die Pflanzen die größte Zahl von Blüten und Früchten aufwiesen, deren Seitenzweige durch die Adventivwurzeln fest an den Boden gepreßt wurden, so daß sie teilweise von Erde bedeckt waren. Es muß angenommen werden, daß diese Wurzeln zur Ernährung der Pflanzen

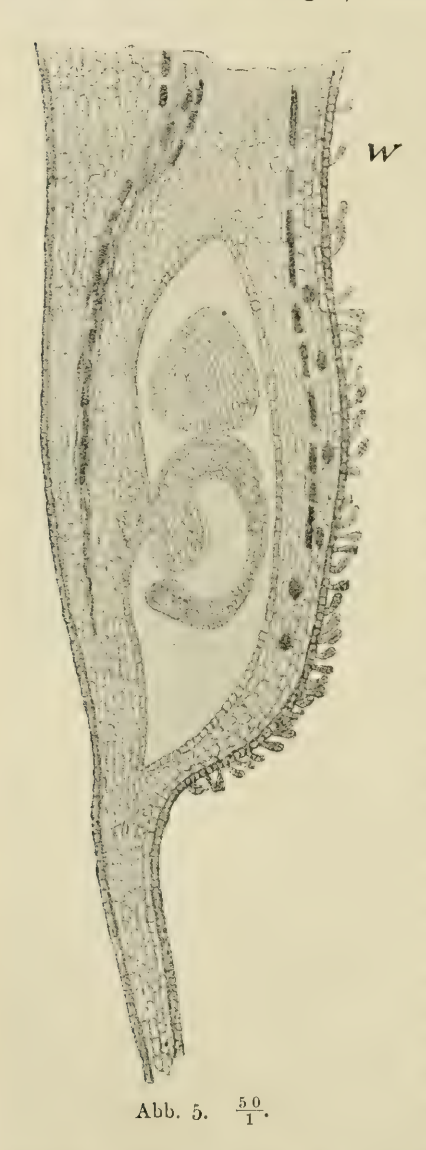


Abb. 5. $\frac{50}{1}$.

beitragen, da sie auch, wie Harms (5, S. 225) feststellt, oft mit Wurzelknöllchen besetzt sind. Ich habe an den in unserm Garten gezogenen Pflanzen keine Knöllchen bemerken können, weder an Haupt- und Nebenwurzeln noch an den Adventivwurzeln, da auch bei dieser Pflanze in unserm Boden die erforderlichen Wurzelbakterien fehlen dürften. Die oberirdisch gebildeten Früchte glichen in Form und Größe vollständig den unterirdischen, nur waren sie lebhaft grün gefärbt und zeigten eine glattere Oberfläche. Ob sie sich bis zur vollen Reife weiterentwickeln, konnte wegen des vorzeitigen Welkens der Pflanzen bei unserm Klima nicht festgestellt werden, jedoch ist es anzunehmen, da sie auch im inneren Bau vollständig den unterirdischen glichen. Es stellten sich nur geringe anatomische Unterschiede heraus, wie unten gezeigt ist.

Wenn nur einige Zweige vom Boden abgehoben wurden, erzeugte die Pflanze neben den normalen unterirdischen Früchten noch oberirdische. Es ist also bei Kerstingiella möglich, die Geokarpie auf künstlichem Wege in Amphikarpie zu verwandeln.

Anatomische Verhältnisse bei der Fruchtentwicklung.

Die an dem kurzen Infloreszenzstiel befindliche Einzelblüte ist als sitzend zu bezeichnen, es liegen nur 2—4 Zellagen zwischen dem Fruchtknoten und der Ansatzstelle. Der Fruchtknoten ist ein gestrecktes, vorn spitz zulaufendes Organ, das in seiner Höhlung fast stets zwei Samenanlagen besitzt, die elliptische Form haben. Zwischen der Ursprungstelle des Fruchtknotens und der Höhlung liegen ungefähr 20 Zellagen. Die Epidermiszellen sind verhältnismäßig hoch und starkwandig. Im frühen Knospenzustande sind sie ohne Auswüchse, in den dicht vor dem Aufblühen stehenden Knospen sieht man Drüsenhaare in großer Zahl auftreten, die ganz nach dem Kolleteren-Typus gebaut sind. In den Knospen sieht man sie zunächst als einfache Ausstülpungen auftreten, die sich dann verlängern und Querwände einschieben. Diese Drüsenhaare bilden sich in älteren Stadien des Fruchtknotens in großer Zahl und zeigen verschiedenartige Formen (Abb. 6). Sie umgeben nicht den ganzen Fruchtknoten, sondern sind nur an der Seite zu finden, die der Ansatzstelle der Samen gegenüberliegt, wenn man einen medianen Längsschnitt ausführt. Wie Querschnitte zeigen, bedecken die Drüsenhaare drei Seiten des Fruchtknotens, nur die nach vorn gerichtete, nicht zugespitzte Seite, die die Bauchnaht trägt, bleibt frei (Abb. 8). Die Drüsenhaare sind ausgebildet in der Zone von der Spitze des Fruchtknotens bis zu dem der Spitze abgekehrten Ende der Fruchtknotenhöhlung, weiter entfernt von der Spitze treten sie nur noch vereinzelt auf. Die Zellen der Drüsenhaare zeigten bei dem in Alkohol konservierten Material einen gelb gefärbten Inhalt,

über dessen Natur ich nichts feststellen konnte. Es scheint mir nicht ausgeschlossen, daß die Ausscheidungen der Drüsenhaare das Ein-

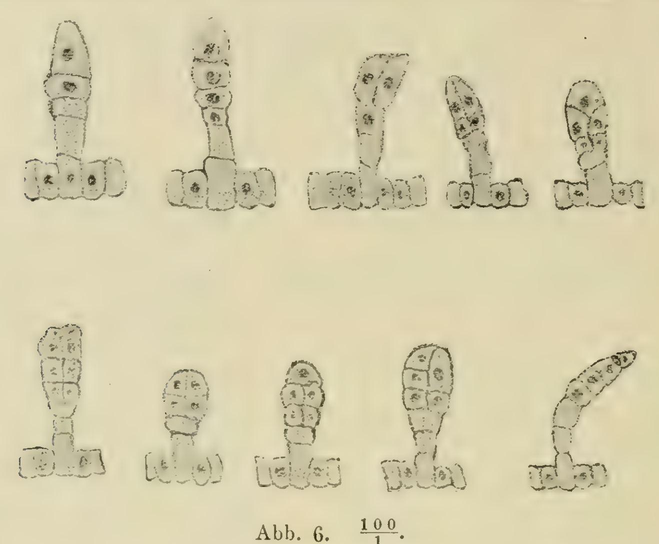


Abb. 6. $\frac{100}{1}$.

dringen der Gynophore in die Erde erleichtern, dafür spricht auch ihre Stellung an den Flanken des Fruchtknotens, die beim Eindringen in die Erde vorangehen. Nach dem Eindringen des Fruchtknotens in die Erde erkennt man zu Anfang noch einige Überreste, die aber bald verschwinden. Die Wandung des Fruchtknotens wird in dem jungen Stadium von annähernd gleichgestalteten, im Längsschnitt rechteckigen Zellen gebildet, deren Längsdurchmesser wenig größer ist als der Querdurchmesser. In einer Entfernung von 12—16 Zelllagen von der Fruchtknotenhöhlung ist schon im Knospenstadium die Streckungszone zu erkennen, zahlreiche Querwände werden hier eingeschoben. Die längs verlaufenden Gefäßbündel mit zahlreichen Querverbindungen werden bei Kerstingiella schon in ziemlich frühen Stadien des Fruchtknotens ausgebildet. Die Gefäßbündel werden auf der Innenseite begleitet von Gerbstoffzellen und Gerbstoffschläuchen, die sehr breit und inhaltsreich sind und teilweise auch innerhalb der Gefäßbündel auftreten.

Nach dem Welken der Blütenteile wächst der Fruchtknoten durch eingeschobene tangentiale Wände in die Dicke und durch radiale Wände noch etwas in die Länge (Abb. 5). Auf diesem Stadium bleibt er nun während des ganzen Längenwachstums des Gynophors stehen. Die Zellen der Fruchtknotenwand ordnen sich in deutlichen Längsreihen an, der Griffelrest ist noch in einer ziemlich großen Länge erhalten. Die Streckungszone des Gynophors hat ihre Lage dicht hinter den Samenanlagen behalten.

Wenn der Fruchtknoten den Erdboden erreicht, so biegt sich der Griffelrest um und schließt sich durch Wundgewebe ab. Das Gewebe der Fruchtknotenwand hat sich weiter differenziert, an der Außenseite der Gefäßbündel haben sich Baststränge von größerer Breite ausgebildet, und zahlreiche Gerbstoffschläuche begleiten die Gefäßbündel und umziehen die Fruchtknotenhöhlung. In diese hinein schieben sich von der Wandung aus die ersten Markzellen. Die Kutikula ist an der Fruchtknotenspitze von Kerstingiella viel dünner als bei Arachis.



Abb. 7. $\frac{35}{1}$.

Bald nach dem Eindringen des Fruchtknotens in die Erde beginnt die Umbiegung auf der spitz zulaufenden hinteren Seite, die den Samenansatzstellen gegenüberliegt. Das größte Wachstum findet etwas unter der Übergangsstelle vom Gynophor zur Frucht statt, so daß sich die ganze Frucht aufwärts biegt (Abb. 7). Sodann findet ein lebhaftes Wachstum auf der ganzen Unterseite der Frucht und im Markgewebe statt, es schiebt sich auch zwischen die durch das Wachstum der Frucht weiter voneinander entfernten Samen. Die beiden Samenanlagen werden dicht umschlossen von vielfach verzweigten Baststrängen und von einem dichten Netz von Gerbstoffschläuchen, die man auf Längs- und Querschnitten immer in großer Zahl trifft.

Im späteren Stadium der Fruchtentwicklung wachsen die neu angelegten Zellen der Fruchtknotenwandung und des Marks zu voller

Größe heran und runden sich ab, so daß die Frucht ihre endgültige Form und Größe erhält. Unter der Epidermis bildet sich Phellogen, und es setzt eine lebhafte Korkbildung ein. Nach der Abstoßung der Epidermis entsteht Schuppenborke, die sich nach und nach ablöst, so daß schon die unreife Frucht eine unebene Oberfläche zeigt.

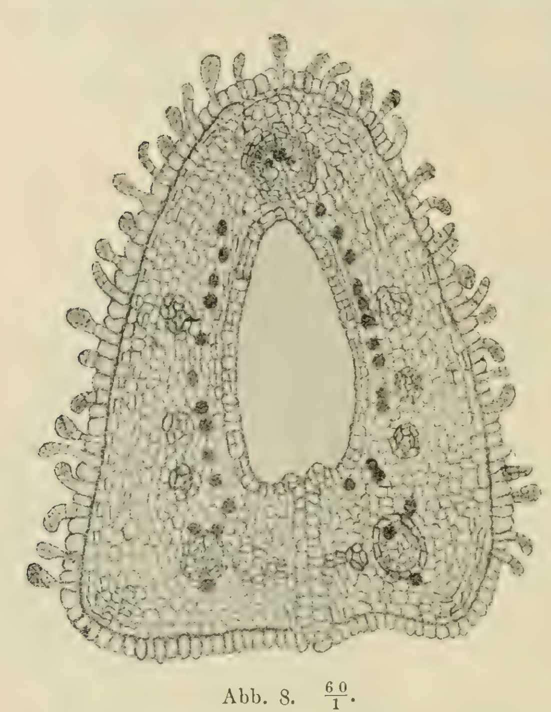


Abb. 8. $\frac{60}{1}$.

Schneidet man einen jungen Fruchtknoten unweit der Spitze quer, so erkennt man die auffallend hohen Epidermiszellen mit den oben beschriebenen Drüsenhaaren (Abb. 8). Auf der breiten, nach vorn liegenden Seite sieht man deutlich die Naht, die man schon makroskopisch als Riefe auf der ganzen Vorderseite des Gynophors und Fruchtknotens erkennen kann. Das Dickenwachstum erfolgt durch Einschaltung tangentialer Wände in den obersten Zellschichten unter der Epidermis, besonders auffallend in den drei Zuspitzungen und in der Umgebung der Fruchtknotenhöhlung. 10—14 Gefäßbündelstränge verschiedener Dicke und zahlreiche Gerbstoffschläuche umgeben die Höhlung.

Weiter oben verliert sich die einseitige Zuspitzung des Fruchtknotens, und der Querschnitt nähert sich mehr der Kreisform. Die Höhe der Epidermiszellen und ihre Starkwandigkeit bleibt erhalten, Drüsenhaare werden nur noch in geringerer Zahl gebildet. Die Nahtstelle ist weniger deutlich zu erkennen, die Zonen des Dickenwachstums sind dieselben, durch mehr oder weniger starken Zuwachs von Zellen entstehen Vorsprünge verschiedener Größe.

Das über dem Fruchtknoten quer geschnittene Gynophor zeigt ein Organ, das ebenso wie bei Arachis durch seine Festigkeit für das Eindringen der Frucht in den Boden gut geeignet ist (Abb. 9). Ein Querschnitt zeigt dieselben Verhältnisse wie der Stengel einer dikotylen Pflanze, der Ring der Festigkeitselemente ist noch dichter geschlossen als bei Arachis. Die Zellen der Epidermis sind nicht so hoch wie

bei dem Fruchtknoten, die Rinde hat eine Dicke von 8—12 Zellagen, die Zellen sind im Querschnitt kreisförmig. Die Zahl der Gefäßbündel



Abb. 9. $\frac{50}{1}$.

ist eine wechselnde und bei älteren Gynophoren schwer festzustellen, da die benachbarten vielfach miteinander verschmelzen, gewöhnlich sind es 10—14. Zwischen den Gefäßbündelkomplexen liegen 6—8 Markstrahlen, die meist aus einer einzigen Zellreihe bestehen, seltener aus zwei. So bilden die Holzteile zusammen einen fast geschlossenen Festigungsring. Über den Gefäßbündeln liegen, durch 2—3 Zellagen getrennt, Gruppen von Bastfasern, die bei älteren Gynophoren stark verholzt sind. Sie enthalten 3—4 Zellschichten und tragen als fast geschlossener Ring zur Festigung des Gynophors bei. Das Mark besteht aus großlumigen Zellen, die im Querschnitt kreisförmig sind, sie sind dicht mit Stärke gefüllt. Auf der Innenseite der Gefäßbündel und innerhalb derselben sieht man zahlreiche Gerbstoffschläuche, die hier noch reichlicher sind als bei Arachis.

Die Früchte, die sich oberirdisch entwickeln, gleichen größtenteils im anatomischen Bau den unterirdischen. In verschiedenen Punkten

unterscheiden sie sich von diesen. Die Gynophore bilden in großer Zahl Lentizellen aus, die man fast auf jedem Schnitt trifft. Bei der Frucht kommt es zu lebhafterer Korkbildung, die Durchlüftung der Frucht geschieht durch Bildung von Korkrissen. Bei der oberirdisch bleibenden Frucht sind die Drüsenhaare länger zu beobachten, ehe sie vergehen.

Die embryologischen Verhältnisse wurden nicht untersucht. Die Ausbildung des Embryos hatte anscheinend in dem Stadium, das die Pflanzen erreicht hatten, noch nicht begonnen.

3. Trifolium subterraneum.

Beschreibung der Pflanze.

Trifolium subterraneum L. ist eine im Mittelmeergebiet weitverbreitete Pflanze von einjähriger Lebensdauer. Sie gehört nach Engler-Prantl (23, S. 253) zur Sektion Calycomorphum. Die Pflanze hat einen rasenartigen Wuchs und entsendet eine große Zahl niederliegender Zweige radial nach allen Richtungen. Die Seitenzweige, deren Internodien ziemlich lang sind, erreichen eine Länge von 40—50 cm. Die einzeln stehenden Blätter haben lange, aufwärtsstehende Stiele und bilden vor allem in der Nähe des Ursprungs der Pflanze ein dichtes Blätterdach. Die Blätter haben die typische dreizählige Form, zeigen auch wie die unserer heimischen Arten oft rote bis dunkelbraune Zeichnungen auf der Oberseite. In den Blattwinkeln entspringen einzeln die Blütenköpfchen, die armblütig sind und meist nur 3—5 Blüten aufweisen, die fast sitzend sind. Nach dem Verblühen biegt sich der Infloreszenzstiel erdwärts, dann klappen die fertilen Blüten zurück, und es bilden sich nach und nach verschiedene Reihen steriler Blüten, die gleichfalls zurückklappen und die Samenanlagen einschließen. Das ganze Köpfchen ist während dieser Entwicklung in den Boden eingedrungen und hat einen Durchmesser von 12—15 mm erreicht, wenn die Samen zur Reife gelangt sind. Nach dem Vergehen der Pflanze und der Fruchtstiele bleiben die Köpfchen in der Erde liegen, und die Samen keimen an Ort und Stelle.

Die Kultur der Pflanzen erfolgt im Botanischen Garten zu Halle in offenen Kästen in sandgemischtem Boden. Wenn die Pflanzen luftig stehen und nicht zu feucht gehalten werden, entwickeln sie den ganzen Sommer hindurch bis in den Herbst hinein zahlreiche Blütenköpfchen und Früchte. Zu Topfkulturen erwiesen sich die Pflanzen als nicht besonders geeignet. In Töpfen entwickelten sich nur kümmerliche kleinblättrige Exemplare mit sehr kurzen Seitenzweigen. Nach der Erzeugung einer Blüte oder einiger, die sich vorzeitig entwickelten, gingen die Pflanzen meist ein.

Biologische Verhältnisse bei der Fruchtentwicklung.

Der Vorgang des Eingrabens der Blütenköpfchen von Trifolium subterraneum ist ein sehr eigenartiger, er ist schon wiederholt näher beobachtet und beschrieben worden, so von Warming (24), Glaab (25), genauer von Charles Darwin (7, S. 439), Gibelli und Belli (11), ferner von Roß (26), den Belli (27) in verschiedenen Punkten richtigstellt. In den Darstellungen der verschiedenen Autoren finden sich verschiedene Widersprüche und Lücken, es bedarf daher einer genaueren Klarlegung der Verhältnisse.

Nachdem die Pflanze niederliegende Seitenzweige gebildet hat, beginnen sich in den Blattwinkeln der einzeln stehenden Blätter einzeln die unscheinbaren Blütenanlagen zu zeigen. Das ungeöffnete Blütenköpfchen hat zunächst einen sehr kurzen Infloreszenzstiel, und die 3—5, meist 4, fast sitzenden Einzelblüten, die eine bleiche Farbe haben, sind dicht aneinandergelegt. Die eingeklappten Blütenblätter werden von den langen, behaarten Kelchzipfeln überragt. Die Einzelblüten legen sich nahezu in eine Ebene, so daß das Blütenköpfchen eine breite und eine schmale Seite aufweist. In der Zeit, wenn sich die Blüten entfalten, streckt sich der oben weißlich behaarte, unten kahle Köpfchenstiel bedeutend in die Länge, bis er 2—3 cm lang ist. Er steht entweder gerade aufwärts oder hat eine einfache)- oder **S**-Krümmung, doch immer so, daß das Blütenköpfchen senkrecht auf dem höchsten Punkt steht. Während der Blütezeit haben sich die Einzelblüten auseinandergebogen, so daß das Köpfchen einer ausgespreizten Hand gleicht. Auch jetzt bleiben die Einzelblüten noch annähernd in einer Ebene stehen. Während der Blütezeit überragen die weißlich-gelblichen Blütenblätter die fünf borstenartigen Kelchzipfel (Taf. IX, Fig. 6, Stadium 2). In dieser Stellung verharrt die Blüte ungefähr einen Tag, dann beginnt sich der Infloreszenzstiel bogenförmig nach dem Erdboden zu krümmen (Stadium 3—4). Die Krümmung erfolgt seltener senkrecht abwärts, sondern in den meisten Fällen schräg nach dem Erdboden zu. Die Krümmungszone liegt anfänglich ungefähr 1 cm hinter dem Köpfchen und rückt immer weiter nach hinten, da der Infloreszenzstiel vorn weiterwächst (Taf. IX, Fig. 6). Während des Abwärtsbiegens welken die Blumenblätter, bleiben aber noch ziemlich lange erhalten, die Einzelblüten biegen sich soweit zurück, daß sie mit dem Infloreszenzstiel einen Winkel von 90° bilden. Mit der Rückwärtsbewegung ist gleichzeitig eine solche nach außen verbunden, so daß die Blüten radial von dem Ende des Stiels ausstrahlen. In der Mitte der auseinandergespreizten Blüten liegt ein schon in früheren Blütenstadien sichtbares weißes kegelförmiges Gebilde, das keinerlei Differenzierung aufweist (Stadium 4). In diesem Stadium der weitgespreizten Einzelblüten verharrt das

Köpfchen, bis es durch weiteres Wachstum des Infloreszenzstiels unterhalb der Krümmungsstelle bis dicht über den Erdboden gelangt ist. Jetzt klappen die Blüten ganz zurück, bis sie dem Infloreszenzstiel dicht anliegen (Stadium 5). Während dieses Zurückklappens beginnt sich von dem mittelständigen bleichen Knöpfchen ein Kranz von zugespitzten weißen Gebilden abzuheben, bis diese ungefähr senkrecht zum Infloreszenzstiel stehen. Ihre Enden biegen sich ein wenig hakenförmig nach hinten um.

In diesem Zustande hat die Spitze des mittleren Knöpfchens den Erdboden erreicht, und nun dringt es durch weiteres Wachstum des Infloreszenzstiels senkrecht oder häufiger schräg in den Boden ein, in dem es schon nach 3—6 Tagen verschwunden ist. Während des Eindringens in den Boden hat sich der erste Kranz weißlicher Gebilde ganz zurück gelegt gegen den Kranz der Blüten, es haben sich von dem mittleren Kegel dann nach und nach noch mehrere Reihen blasser spitzer Gebilde abgelöst und sind zurückgeklappt. In der Erde entstehen noch zahlreiche solche Gebilde und hüllen die zurückgeklappten Blüten ein, so daß sich ein dichtes Köpfchen bildet (Stadium 7—9). Diese blassen zugespitzten Körper hat schon De Candolle richtig als sterile Blüten bezeichnet, weiter unten soll die Richtigkeit der Annahme bewiesen werden. An ihrer Spitze zeigen sich im Laufe der Entwicklung fünf Höcker, die sich zu klauenartigen Organen verlängern und schließlich als mehrere Millimeter lange rückwärts gekrümmte Gebilde sternförmig ausstrahlen. In ihrer Mitte befindet sich ab und zu ein kleiner undifferenzierter Höcker. Erstere sind die umgewandelten Kelchzipfel, letzterer stellt die Rudimente der inneren Blütenteile dar. Die sterilen Blüten mit den Kelchzipfeln sind zuerst weich und schwach behaart, später verholzen sie stark und verlieren die Behaarung. Daß diese Haare die Fähigkeit der Absorption haben sollen, wie Charles Darwin (7, S. 441) annimmt, ist nach ihrem Bau und ihrer geringen Zahl unwahrscheinlich, wie schon Belli (27, S. 437) vermutet. Allmählich entwickeln sich 5—6 Reihen von je 10—12 sterilen Blüten, so daß in jedem Köpfchen 60—80 zu zählen sind. Sie klappen scharf nach hinten, so daß die sich entwickelnden Samen fest umschlossen sind. Das reife bleiche Köpfchen hat einen Durchmesser von 12—15 mm, ist kugelförmig und nach dem Zurückklappen aller sterilen Blüten vorn abgeplattet. Die ersten Reihen bleiben auf den ersten Entwicklungsstufen stehen, nach hinten schreitend ist die Entwicklung eine immer vollkommenere, so daß man an einem reifen Köpfchen alle Zwischenstufen findet. Der mittlere Vegetationskegel wird bei der Bildung der sterilen Blüten völlig aufgebraucht, die Mitte des reifen Köpfchens bildet eine fleischige Masse, die von zahlreichen Gefäßbündeln und mechanischen Strängen

durchzogen wird. Köpfchen, die aus der Erde gezogen werden, sind dicht mit Erde umgeben, die von den sterilen Kelchen festgehalten wird. Wenn die Zweige aus dem Boden gerissen werden, sind die Köpfchen auch im trocknen Zustande mit Erde bedeckt. Sie gleichen dann kleinen Erdklümpchen, sind so der Sicht körnersuchender Tiere entzogen und finden auch über der Erde günstige Keimungsbedingungen, da die erhalten bleibenden sterilen Blüten für Festhaltung der Feuchtigkeit sorgen. Noch günstiger sind natürlich die Keimungsbedingungen für die in der Erde liegenden Köpfchen. Der Fruchtstiel vergeht bald dicht hinter dem Köpfchen, so daß in einer günstigen Tiefe von 1—2 cm die Keimung erfolgen kann.

Trotzdem die Pflanze ihre Samen nahe an ihrer Ursprungsstelle in die Erde versenkt, findet doch eine langsame Verbreitung statt. Die Seitenzweige erreichen eine Länge von 50 cm, bei einer Länge der Internodien von 6—8 cm werden die Samen in größeren Abständen ausgelegt. So findet eine langsame Wanderung der Pflanze statt.

Ein Vergleich der sterilen Blüten mit den fertilen zeigt entwicklungsgeschichtlich und anatomisch gleiche Verhältnisse. Wie weiter unten gezeigt wird, gleichen die sterilen Blüten in ihrer Anlage völlig den fertilen, nur im Laufe der weiteren Entwicklung stellen sich Unterschiede ein. Die fertile Blüte ist fast sitzend, während die sterile einen mehrere Millimeter langen ziemlich starken Stiel entwickelt. Im anatomischen Bau gleicht dieser ganz dem kurzen Stiel der fertilen Blüte. Im Querschnitt zeigen beide dieselbe elliptische Form und im Innern drei kreisrunde Gefäßbündel, wie Abb. 16 für die sterilen Blüten zeigt. Die 5 Kelchzipfel der fertilen Blüte, die an dem röhrenförmigen Kelch sitzen, sind lang und borstenförmig. Bei der sterilen Blüte wird keine Kelchröhre ausgebildet, sondern die hier starren, dickeren Kelchzipfel, die sternförmig auseinanderstrahlen, sitzen unmittelbar an dem Blütenstiel. Die inneren Blütenteile fehlen den sterilen Blüten ganz, sie sind nur ab und zu angedeutet durch einen rudimentären Höcker in der Mitte der Kelchzipfel. Bei den fertilen und sterilen Blüten zeigen die Kelchzipfel ebenfalls gleichen anatomischen Bau.

Der mechanische Vorgang beim Eindringen des Köpfchens in die Erde erfolgt folgendermaßen. Die kegelförmige Spitze der noch im jugendlichen Stadium befindlichen sterilen Kelche wird durch das Wachstum des unteren Teils des Infloreszenzstiels zunächst fest an den Boden gepreßt, der erste Kranz steriler Blüten klappt zunächst bis zur Horizontalen zurück. Die dicht zusammenstehenden sterilen Blüten bilden eine feste Spitze, die wahrscheinlich durch die Aussonderungen von zahlreichen Kolleteren mit einer Schleimschicht überzogen wird (Abb. 15). Die Wachstumszone des Infloreszenzstiels liegt,

wie Markierungsversuche und anatomische Untersuchungen ergaben, bei dem der Erde angepreßten Köpfchen in der Zone dicht hinter dem Köpfchen, bis höchstens 1 cm von ihm entfernt. Durch starkes Wachstum wird nun der spitze Kegel in die Erde geschoben. Der abgespreizte erste Kranz von sterilen Blüten bildet dabei kein Hemmnis, da er gleichzeitig zurückklappt und sich gegen die fertilen Blüten legt. Beim weiteren Eindringen lösen sich die nächsten Reihen von sterilen Blüten ab, die in der Mitte stehenden bilden aber stets einen festen Kegel. Das Zurückklappen der sterilen Blüten erfolgt durch aktives Wachstum der unteren, erdwärts gerichteten Seite. Es ist anzunehmen, daß dieses aktive Zurückklappen das Eindringen des Köpfchens in den Boden noch unterstützt. Die starke Streckung des Infloreszenzstiels schiebt das Köpfchen in die Erde, der Gegendruck der nach hinten klappenden sterilen Blüten hilft dabei nach, so wie das Rückwärtsschlagen der Arme den Schwimmer vorwärts bringt. Eine solche aktive Hilfe der sterilen Blüten nahm schon Charles Darwin an (7, S. 443): „Die zentralen, starren abortiven Blüten, von denen eine jede in fünf langen Klauen endigt, krümmen sich aufwärts nach dem Stiele zu, und indem sie dies tun, können sie nicht anders als den Kopf in eine größere Tiefe hinabziehen. . . . Die abortiven Blüten wirken hiernach ähnlich wie die Hände des Maulwurfs, welche die Erde zurück und den Körper vorwärts zwängen." Daß die sterilen Blüten mit ziemlicher Kraft zurückklappen, zeigt sich darin, daß sie kräftig zurückfedern, wenn man sie umbiegt. Sie wachsen stark in die Länge und Dicke und besitzen starke mechanische Elemente. Beim Zurückklappen der sterilen Blüten wird die dazwischen liegende Erde fest eingepreßt, auch Steinchen, Holzteile usw. werden mit nach rückwärts genommen, so daß sich in dem fertigen Köpfchen zwischen den einzelnen Reihen steriler Blüten Schichten von Erdteilchen befinden, die mit großer Gewalt festgehalten werden. Solche Köpfchen, die ich für meine Untersuchungen aus der Erde nahm, konnten nur durch Ausspritzen mit einem starken Wasserstrahl von den eingepreßten Teilchen befreit werden.

Über die beeinflussenden Faktoren bei der Umbiegung des Infloreszenzstiels hat sich nichts Genaues feststellen lassen. Charles Darwin (7, S. 440) meint, daß die Blüten zunächst durch positiven Heliotropismus aufwärts wachsen und daß die Abwärtskrümmung nach dem Verblühen vom Licht unabhängig ist, sondern daß hier positiver Geotropismus die Ursache ist. Daß negativer Phototropismus nicht die Ursache der Umkrümmung sein kann, bestätigten auch meine Versuche. Sowohl Pflanzen, die ganz verdunkelt wurden, oder bei denen einzelne Seitenzweige vom Licht abgeschlossen wurden, als auch abgeschnittene Blüten, die einige Tage in die Dunkelkammer

gestellt wurden, wobei die Infloreszenzstiele festgelegt waren, bogen sich genau so abwärts wie die im Licht wachsenden. Einige im Topf gezogene Pflanzen mit jungen Blüten wurden im Klinostat gedreht, jedoch gingen sie vorzeitig ein, da sich die Pflanze, wie oben erwähnt wurde, nicht für Topfkulturen eignet. Eine Blüte kam allerdings bis zum Aufblühen und bog sich trotz der Drehung nach dem Verblühen um, jedoch sind hieraus noch keine sicheren Schlüsse zu ziehen, da die umgebogene Blüte nachher im Wachstum stehen blieb und einging. Dieser Versuch würde gegebenenfalls dafür sprechen, daß die Umbiegung des Köpfchenstiels eine autonome Bewegung ist, wie auch Belli (27, S. 450) schon andeutet. Dafür, daß nicht positiver Geotropismus die richtende Ursache ist, scheint mir der Umstand zu sprechen, daß die Infloreszenzstiele die verschiedensten Winkel, vom rechten bis zum großen stumpfen, mit der Erdoberfläche bilden. Jedoch ist noch kein abschließendes Urteil zu geben.

Wie bei Arachis und Kerstingiella versuchte ich auch bei Trifolium subterraneum die Blütenköpfchen am Eindringen in den Boden zu hindern. Ich legte Glasscheiben unter einzelne Köpfchen, ehe diese den Boden erreicht hatten. Nach dem Auftreffen auf die Scheibe verlängerte sich der Infloreszenzstiel, und es gelang ihm in einzelnen Fällen, das Köpfchen über den Rand hinweg in den Boden zu bringen, der Stiel erreichte so öfter eine Länge von 12—15 cm. Wenn die Köpfchen den Boden nicht erreichten, entwickelten sie sich doch weiter und erzeugten Samen, die von sterilen Blüten in normaler Weise umgeben waren. Ebenso führte ich verschiedene Blütenköpfchen in Glasröhren von 1 cm Durchmesser. Die sterilen Kelche klappten trotz der Enge der Röhre normal zurück, und es kam zur Ausbildung eines Köpfchens und reifer Samen. Unter natürlichen Umständen kam es auch vor, daß Köpfchen am Eindringen in den Boden verhindert waren, wenn sie auf Mauerwerk, Steine, Holzstückchen oder harte moosbewachsene Erdstellen stießen. Es kam in allen beobachteten Fällen zur Samenreife. Nachzählen bei einer Anzahl oberirdisch gebliebener Köpfchen ergab eine nicht abweichende Durchschnittszahl der sterilen Blüten, auch die Zahl der entwickelten Samen war eine normale. In verschiedenen Punkten unterschieden sich diese Köpfchen von den unterirdischen. Das Köpfchen blieb kleiner, zeigte im Durchschnitt nur 1 cm Durchmesser, und ergrünte. Der geringere Umfang rührte teils von den kleineren Samen her, teils von den kleiner bleibenden sterilen Blüten. Während deren Stiele bei den unterirdischen Köpfchen durchschnittlich 7 mm lang sind, sind es hier höchstens 4 mm, auch bleiben sie dünner. Die Ausbildung der Kelchzipfel ist eine andere. Bei den unterirdischen Köpfchen sind sie straff, klauenartig und durchschnittlich 2—3 mm lang, bei den ober-

irdischen sind sie schlaff, schlangenartig gewunden und 4—5 mm lang. Auch sind sie im Unterschiede von den unterirdischen dicht mit langen weißen Haaren besetzt. Mit Hilfe dieser Einrichtungen verschlingen sich die sterilen Blüten fest, so daß sie schwer voneinander zu trennen sind. Auch die in Alkohol aufbewahrten einzeln losgelösten Blüten verflechten sich noch ganz fest miteinander. Die fest miteinander verflochtenen haarigen sterilen Kelche werden den Samen genügende Feuchtigkeit gewährleisten, für die bei den unterirdischen Samen ohnedies gesorgt ist. Die Samen der oberirdischen Köpfchen kommen zu voller Entwicklung, bleiben aber kleiner. Eine Gewichtsprobe ergab erhebliche Unterschiede. 50 Samen von normalen Köpfchen wogen 384 mg, einer also 7,7 mg; 50 Samen von oberirdischen Köpfchen hatten ein Gewicht von nur 269 mg, einer im Durchschnitt 5,4 mg, das sind fast 30% weniger. Roß (26) behauptet, daß diese oberirdisch gereiften Samen nicht keimfähig sind, Belli (27, S. 439) zeigte, daß diese zu normaler Keimung gebracht werden können, wenn man die Samenschale gegenüber der Mikropyle einschneidet. Nach meinen Feststellungen bedarf es dieser Maßnahme gar nicht. Ich habe eine gleiche Zahl von Samen beider Sorten ausgesät und es kam von beiden der annähernd gleiche Prozentsatz zur Keimung: Von 50 oberirdisch gereiften Samen keimten innerhalb drei Wochen 22, von 50 unterirdisch gereiften 24 in derselben Zeit. Die Keimpflanzen der letzteren Art waren, der Samengröße entsprechend, kleiner, aber sie entwickelten sich normal weiter wie die der ersteren Art. Ich untersuchte, ob anatomische Unterschiede im Bau der Samenschale beider Sorten zu finden waren, der Bau war ein gleicher. Dieses Resultat weicht ab von dem von Grimbach (28) bei der amphikarpen Cardamine chenopodifolia gewonnenen, da dort auffallende anatomische Unterschiede im Bau der Samenschale der ober- und unterirdischen Samen auftreten. So ist es also auch bei Trifolium subterraneum möglich, die Geokarpie auf künstlichem Wege in Amphikarpie zu verwandeln.

Der Vergleich der eigenartigen Erscheinungen bei Trifolium subterraneum mit ähnlichen Erscheinungen bei verwandten Arten läßt den Schluß zu, daß das Zurückklappen der Blüten, die Ausbildung steriler Blüten und das Versenken der Früchte in die Erde das Produkt einer langen phylogenetischen Entwicklung ist, wie schon Gibelli und Belli (11, S. 200) andeuten. Das Zurückklappen sämtlicher Blüten eines Köpfchens können wir schon bei unserm heimischen Trifolium hybridum, noch deutlicher bei der Varietät T. elegans beobachten. Nach dem Abblühen klappt der erste Kranz von Blüten mit den kurzen Blütenstielen zurück, so daß sie dicht dem Infloreszenzstiel anliegen. Dann folgen die nächsten Reihen, bis alle

Blüten rückwärts gerichtet sind. Diese Eigenart zeigen nach Engler-Prantl (23, S. 251) die meisten der ungefähr 50 Arten der Sektion der Amoria. Einen weiteren Schritt bemerken wir in der Sektion Calycomorphum, die Engler-Prantl (23, S. 253) und Gibelli und Belli (11, S. 173) behandeln. Es kommt neben 1—2 Reihen fertiler Blüten zur Ausbildung von innen stehenden sterilen Blüten. Diese werden bei den meisten Arten vor der Entwicklung der fertilen Blüten gebildet, nehmen nachher nur an Größe zu, klappen nach dem Verblühen der fertilen Blüten zurück und verholzen stark. Bei T. globosum, T. meduseum, T. pilulare, T. radiosum und T. eriosphaerum sind die Zipfel der sterilen Blüten stark behaart, das Köpfchen wird bei der Reife ein haariges Gebilde, das vom Winde fortgetrieben wird, um entfernt von der Mutterpflanze zu keimen. Gegenüber diesen Anemopeta werden die Fruchtköpfchen der Geotropa, zu denen T. chloroticum gehört, durch eine Umkrümmung des Fruchtstiels an die Erde gepreßt, aber nicht in diese hineingetrieben. Sie werden nur passiv durch den Regen in die Erde gewaschen, wenn sie noch an der Mutterpflanze befestigt sind. Ihre sterilen Blüten sind sehr stark verholzt und unbehaart. Allen diesen Arten, die als Carpoepigaea (Nob.) zusammengefaßt werden, stehen die Carpohypogaea (Nob.) gegenüber, zu denen nur T. subterraneum gehört. Es zeigen sich zwei neue Erscheinungen: die sterilen Blüten sind zur Zeit des Aufblühens der fertilen nur rudimentär vorhanden, und die Blütenköpfe werden aktiv in den Boden versenkt. So stellt T. subterraneum unter den verwandten Arten die mit der am weitesten gehenden Spezialisierung dar.

Es wurden auch Untersuchungen über die Befruchtung von Trifolium subterraneum angestellt. Wie schon Gibelli und Belli (11, S. 196) vermuteten, findet eine Bestäubung der Blüten durch Insekten nicht statt. Ich habe an den Blüten kaum Insekten beobachtet, die dafür in Frage kämen. Ich bedeckte auch mehrere Pflanzen im Kulturbeet, wie es mit Arachis und Kerstingiella geschehen war, mit engmaschigen Drahtgazekästen und konnte beobachten, daß sich in ganz normaler Weise Samen bildeten. Die Antheren enthalten reichlich Pollen, die Pollenkörner, die eine elliptische Form haben, sind 22—27 μ groß. Die Lage der inneren Blütenteile ist so, daß Selbstbestäubung gut möglich ist. Die zungenförmige Narbe steht in einer Höhe dicht neben den Antheren. Die Öffnung der Pollenfächer erfolgt in dem Stadium des Blütenköpfchens, wenn die Einzelblüten noch aufrecht stehen und handförmig auseinander gespreizt sind. Bei allen Blüten dieses Stadiums, die ich untersuchte, machte ich die eigenartige Beobachtung, daß eine große Zahl von Pollenkörnern nach der Öffnung der Theken Pollenschläuche getrieben hatten, die nach allen Richtungen in den

Raum strahlten, zum Teil daher auch auf die Narbe zu. Ob solche Schläuche in die Narbe eindrangen, konnte ich nicht feststellen, wohl aber lagen auf der Narbe jedesmal dichte Pollenmassen, die auch Schläuche getrieben hatten, einige derselben waren auch in die Narbe eingedrungen. Wie der Befruchtungsvorgang weiter verlief, konnte nicht festgestellt werden. Auch in dem Stadium der Umbiegung des Köpfchenstiels konnte die Bildung von Pollenschläuchen noch gut beobachtet werden. Die Schläuche schienen nur aus der Öffnung der Theken hervorzukommen, durch die Antherenwand habe ich sie nicht wachsen sehen. In den Pollenfächern befanden sich neben den gekeimten Pollenkörnern auch ungekeimte. Diese Erscheinung der Keimung des Pollens schon in den Antheren ist vor allem bei kleistogamen Blüten beobachtet worden, so bei Oxalis acetosella, Impatiens nolitangere, Specularia perfoliata und verschiedenen Viola-Arten von Mohl (29). Daß ein Ausstrahlen der Pollenschläuche nach allen Richtungen des Raums erfolgt, zeigte Rößler (30) für Juncus bufonius und Oxalis acetosella. Nach Goebel (18, S. 737) tritt diese Erscheinung auch bei einigen chasmogamen Blüten auf, Baillon (31) zeigte es bei Helianthemum.

Anatomische Verhältnisse bei der Fruchtentwicklung.

Längsschnitte, die mit Hilfe des Mikrotoms durch die Zweigspitze von Trifolium subterraneum geführt wurden, gaben Gelegenheit, die Entstehung des Blütenköpfchens näher zu untersuchen.

Die Entwicklung beginnt ganz normal (Abb. 10). Die Vegetationsspitze ist von zwei Hüllblättern eingeschlossen, der Vegetationskegel



Abb. 10. $\frac{50}{1}$. Abb. 11. $\frac{50}{1}$. Abb. 12. $\frac{50}{1}$.

zeigt zwei seitliche Höcker, die die ersten Anlagen der fertilen Blüten darstellen. Der mittlere Gewebshöcker, aus dem sich die sterilen Blüten entwickeln werden, zeigt noch keinerlei Differenzierung. In älteren Stadien treten die Anlagen der fertilen Blüten deutlicher

hervor, die Anlagen der ersten Reihe von sterilen Blüten treten als zwei schwache Hervorwölbungen auf, ihre Entwicklung beginnt also wie die der fertilen Blüten.

Während sich die Teile der fertilen Blüten weiter differenzieren, bleiben die Anlagen der sterilen Blüten noch im Anfangsstadium stehen (Abb. 11). Dann streckt sich der Vegetationskegel in die

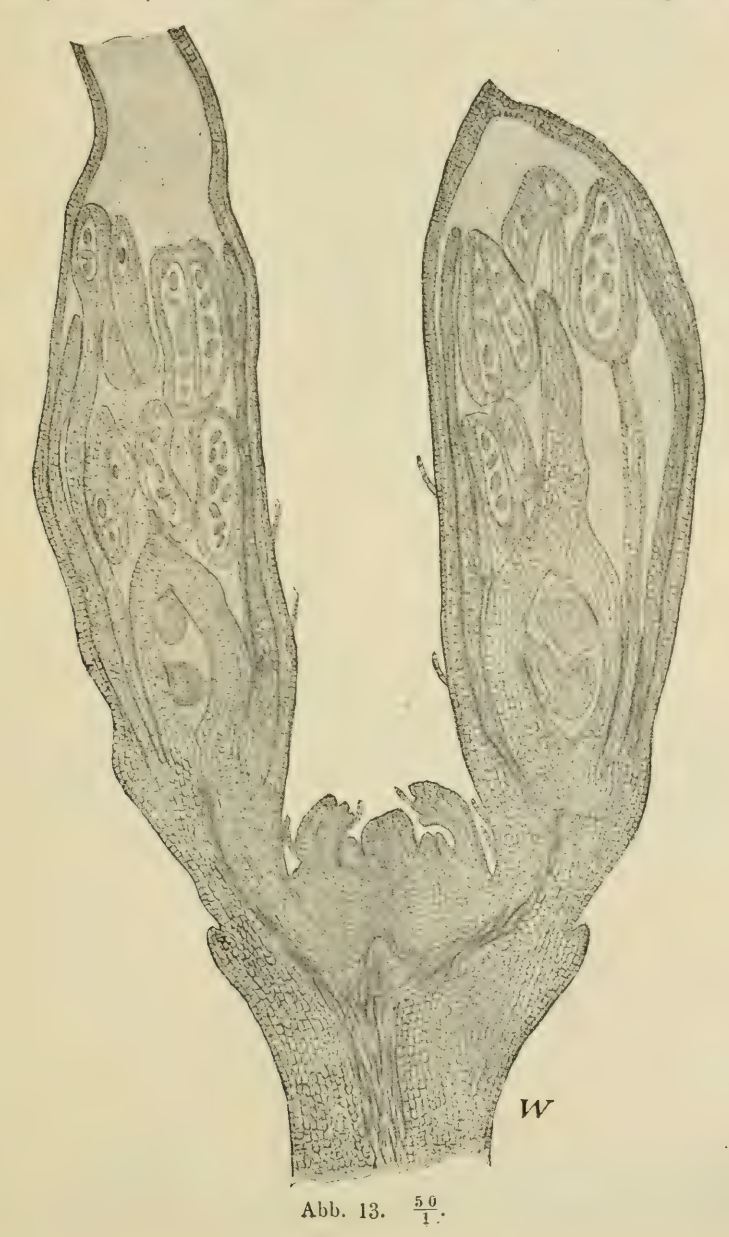


Abb. 13. $\frac{50}{1}$.

Länge und läßt die Anlagen der sterilen Blüten deutlicher hervortreten (Abb. 12).

Die fertilen Blüten eilen weiter in der Entwicklung voraus, und der erste Kranz steriler Blüten tritt erst dann deutlich hervor, wenn in den fertilen bereits die Pollenmutterzellen ausgebildet werden. Die Anlagen der sterilen Blüten sind schwach nach innen gebogen und tragen oben mehrere Höcker, die sich weit später zu den Kelchzähnen entwickeln. Seitlich am Vegetationskegel zeigen sich schon die Anlagen der zweiten Reihe der sterilen Kelche.

Die Entwicklung der sterilen Blüten geht sehr langsam vor sich. Abb. 13 zeigt, daß die fertilen Blüten bereits freie Pollenkörner in den Pollenfächern haben, während die sterilen noch annähernd auf demselben Stadium stehen geblieben sind. Auf den inneren Teilen des Blütenköpfchens beginnen sich jetzt verhältnismäßig große einreihige, mehrzellige Drüsenhaare zu bilden, die oben keulig verdickt sind. Sie treten hier erst vereinzelt auf, hier und da auch an den Kelchen der fertilen Blüten.

Von nun an beginnt sich die Entwicklung der inneren Blütenteile zu beschleunigen, und während die fertilen Blüten auseinanderspreizen, haben sich die sterilen vergrößert und biegen sich stark nach der Mitte zusammen (Abb. 14). Die an der Spitze befindlichen Höcker bilden



Abb. 14. $\frac{50}{1}$.

sich mehr zu der Krallenform aus, in jedem dieser Zipfel verläuft ein Gefäßbündelstrang genau wie bei den Kelchzipfeln der fertilen Blüten.

Die Verhältnisse bei dem Köpfchen, das bis zur Erdoberfläche gelangt ist, zeigt Abb. 15. Die fertilen Blüten sind bis nahe an den

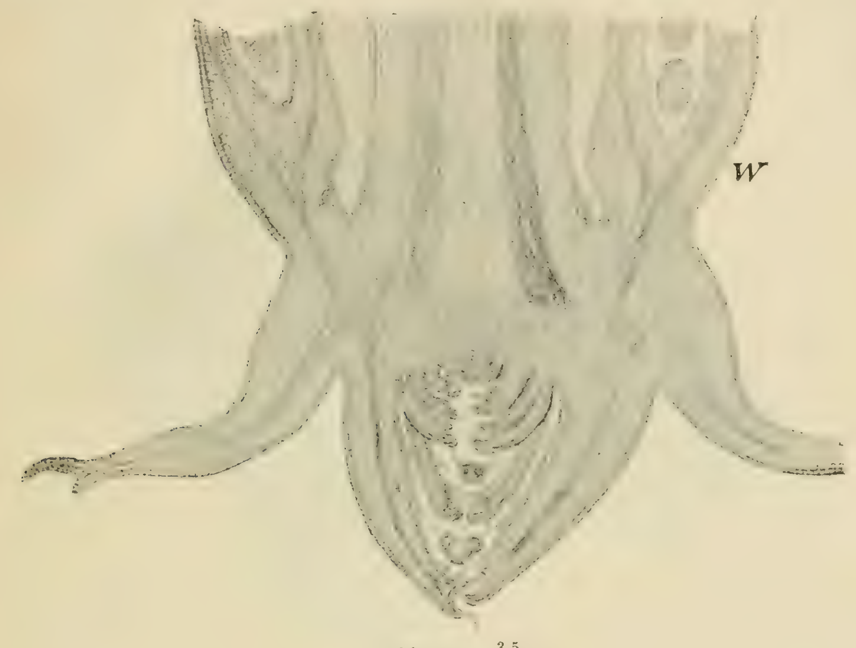


Abb. 15. $\frac{35}{1}$.

Infloreszenzstiel zurückgeklappt, die erste Reihe der sterilen Blüten ist im Begriff zurückzuklappen. Dieses erfolgt durch einseitiges Wachstum auf der Seite, die der Spitze zugekehrt ist. Das einseitige Wachstum erfolgt so stark, daß auf der Gegenseite oft Faltungen erkennbar sind. Es bilden sich verschiedene neue Reihen steriler Kelche, von diesem Stadium an beschleunigt sich die erst sehr langsame Entwicklung der sterilen Blüten bedeutend. Sie wachsen auch stark in die Länge, so daß sie den Vegetationskegel weit überholen, und schließen in der Mitte zu einem festen Kegel zusammen. Die hier teils längs, teils quer getroffenen sterilen Blüten sind dicht mit Drüsenhaaren besetzt, vor allem sind sie nach der Spitze zu gehäuft. Es ist nicht unwahrscheinlich, daß sie, wie oben erwähnt wurde, die eindringende Spitze feucht und schleimig erhalten. Die Wachstumszone ist hier, wie schon auf Schnitten durch jüngere Stadien, deutlich zu erkennen. Ihre Lage dicht hinter der Ansatzstelle der fertilen Blüten und eingehüllt von diesen ist eine sehr günstige.

Die sterilen Blüten schließen fest zusammen zu einem Kegel, den engen Zusammenschluß zeigt auch ein Querschnitt durch diesen, nahe seiner Spitze (Abb. 16). Entsprechend dem Gesetz der Raumausnutzung

schließen die einzelnen deutlich zu unterscheidenden Kreise dicht aneinander. Die Spitze des Kegels ist nahezu ausgefüllt, den ver-



Abb. 16. $\frac{50}{1}$.

bleibenden Mittelraum nehmen die zahlreichen Drüsenhaare und wahrscheinlich deren Ausscheidungen ein. Die fertilen Blüten, die schon zurückgeklappt sind und daher nicht getroffen wurden, füllten vorher die vier äußeren Zwischenräume. Auf den Querschnitten der Stiele der sterilen Blüten erkennt man die Festigung durch eine hochzellige Epidermis und die meist in Dreizahl vorhandenen großen kreisförmigen Gefäßbündel, an die starke Bastfasern grenzen. Die Stiele sind elliptisch oder abgerundet dreikantig. Dasselbe Bild erhält man, wie oben erwähnt wurde, wenn man den kurzen Stiel der fertilen Blüte quer schneidet. Dieser Umstand gibt einen Beweis dafür, daß man es hier mit homologen Organen zu tun hat.

Der Infloreszenzstiel ist, seiner Aufgabe entsprechend, mechanisch stark gefestigt. Ein Querschnitt über der Wachstumszone (Abb. 17) zeigt folgende Verhältnisse. Die Epidermis besitzt hohe schmale Zellen, darunter liegen 4—6 Schichten parenchymatischer Rindenzellen von kleinem Lumen. Dann folgen die sechs sehr großen Gefäßbündel, die im Querschnitt elliptisch sind oder nach innen zu eine Zuspitzung aufweisen. Der Holzteil ist dadurch sehr breit und sichelförmig. Über jedes Gefäßbündel lagert sich ein großer sichelförmiger

Teil von Bastfasern, die stark verholzen. Holzteile und Bastsicheln stoßen mit ihren Spitzen zusammen. Die einzelnen Gefäßbündel sind

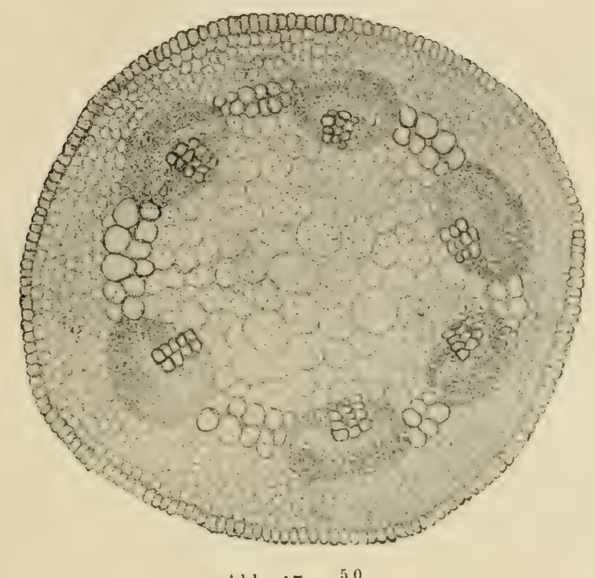


Abb. 17. $\frac{50}{1}$.

nur durch wenige Zellreihen getrennt, oft nur 2—4. Diese Zwischenzellen sind im Querschnitt kreisrund, haben ein großes Lumen und verholzte Wände. Es sind immer zwei Lagen verholzter Zellen zwischen den Gefäßbündeln vorhanden. Die untere Reihe schließt sich an die Holzteile an, die obere an die Bastsicheln. So ist ein geschlossener Zylinder verholzter Elemente vorhanden. Auf diese Weise ist der Infloreszenzstiel gut dazu geeignet, das Köpfchen in die Erde zu pressen. Die großlumigen, im Querschnitt kreisrunden Markzellen enthalten ebenso wie vereinzelte Rindenzellen dichte Massen von Stärkekörnern, die bei dem Köpfchen mit reifen Samen nachher verschwunden sind.

4. Okenia hypogaea.

Bau und Biologie der Pflanze.

Okenia hypogaea Schl. et Ch., zu den Nyctagineen gehörend, kommt im südlichen Mexiko vor, wo sie auf Sanddünen größere Flächen bedeckt. Karsten (12) gibt von der Pflanze eine eingehende Beschreibung. Der Stamm ist niederliegend, die gegenständigen, ovalen, ganzrandigen Blätter sind ungleich groß. Die Pflanze ist in allen ihren Teilen dicht mit Drüsenhaaren bedeckt. Die in den Blattwinkeln des runden Stengels entspringenden großen Blüten haben

eine trichterförmige, oben radförmige Blütenhülle. Unterhalb der engen Röhre sitzt das den Nyctagineen eigentümliche Involucrum, das aus drei kleinen dreieckigen Blättern besteht, die fast ungestielt angeheftet sind und bald nach dem Verblühen abfallen. Dann schnürt sich der obere Teil der Blüte ab, der Blütenstiel biegt sich erdwärts und versenkt die zugespitzte Fruchtanlage in die Erde, wo die Samen in verhältnismäßig großer Tiefe zur Entwicklung und Reife gebracht werden.

Über die Biologie der Pflanze gibt Karsten auch eingehende Mitteilungen, wozu mir das zur Verfügung gestellte Alkoholmaterial noch Ergänzungen gab. Die Knospen werden in den Blattwinkeln einzeln gebildet, die Blütenhülle ist in diesem Zustande eingeschlagen. Nach einer Streckung des Blütenstiels entfaltet sich die Blüte, die kronenlos ist. Die trichterförmige Kelchröhre, die auf der Außenseite dicht mit Drüsenhaaren besetzt ist, ist oben radförmig und im lebenden Zustande lebhaft gefärbt, nach Heimerl in Engler-Prantl (32, S. 24) violett, nach persönlicher Mitteilung von Herrn Professor Dr. Karsten auf Grund seiner Reisenotizen eher rot zu nennen. Unterhalb der trichterförmigen Röhre zeigt sich eine deutliche Einschnürung, die von den oberen Teilen der Hochblätter bedeckt ist. Die Zahl der im Grunde der Röhre inserierten Staubgefäße beträgt 12—18, die Antheren sind nahezu kugelig und enthalten verhältnismäßig wenige, aber sehr große kugelige Pollenkörner, die einen Durchmesser von 80—90 μ und eine dicke Exine haben, die mit ungefähr 25 Poren versehen ist. Im Grunde sind die Filamente zu einem fleischigen Gewebering verwachsen, der am oberen Rande unregelmäßige Auszackungen zeigt. Das Gynäceum enthält eine einzelne, aufrechte, kampylotrope Samenanlage. Die auf langem Griffel sitzende Narbe ist ausgebreitet schildförmig und zeigt nur geringe Papillenbildung, bei der offenen Blüte steht sie in einer Höhe mit den Antheren. Nach dem Verblühen trennt sich der obere Teil der Blütenröhre von dem basalen an der Stelle der Einschnürung, gleichzeitig biegt sich der Blütenstiel erdwärts, anfangs noch die Reste des oberen Blütenteils als schlaffes Gebilde an der Spitze tragend. Nach dem Abfallen zeigt der Fruchtstiel, der sich stark verlängert und in die Dicke wächst, eine scharfe Spitze, die durch das den Nyctagineen eigentümliche Anthokarp mit eingeschlossener Fruchtanlage gebildet wird. Die nachfolgenden anatomischen Untersuchungen geben genaueren Aufschluß über den inneren Bau. Der mechanisch stark gefestigte Fruchtstiel bildet sich durch sein Dickenwachstum zu einem straffen Organ aus, das gut dazu geeignet ist, das Anthokarp in den Dünensand zu schieben. Die Wachstumszone liegt, wie Längsschnitte durch den Fruchtstiel und das Anthokarp zeigen, unmittelbar hinter der Fruchtanlage, hat also

die günstigste Lage (Abb. 24). Auf diese Weise wird das Anthokarp schräg in den Boden geschoben, bis es eine erhebliche Tiefe erreicht, nach Karsten bis mehr als 1/3 m. Die Fruchtstiele stehen dann abgespreizt von der Pflanze, so daß die Zweige wie auf Stelzen stehend aussehen, wie die Photographie bei Karsten zeigt. Bei der Ausbildung des Anthokarps ist die Frucht in ihrer Ausbildung noch weit zurück. Die Zwischenstadien bis zur reifen Frucht, die sich in der Erde entwickeln, sind nicht bekannt. Die reife Frucht ist nach Heimerl (32, S. 24) und Baillon (33) länglich, etwas gekrümmt, auf der Außenseite leicht gerippt, zehnstreifig und querrunzelig, die Fruchtschale ist nach Karsten hart und verholzt, die Samenschale häutig und sehr dünn.

Trotz der lebhaften Blütenfärbung und des an Insekten reichen Standorts und trotz der normalen Entwicklung der großen Pollenkörner nimmt Heimerl (32) Selbstbestäubung an. Karsten konnte auf der Narbe keinen Pollen entdecken, auf den Schnitten durch die verschiedenen Stadien der Blüten habe ich auch nie Pollenkörner auf der Narbe liegend gesehen. Nach der oben dargestellten Lage der inneren Blütenteile ist Selbstbestäubung schon möglich. Neben den normalen, sich öffnenden Blüten entdeckte Karsten auch geschlossen bleibende, sie glichen in ihrem Aussehen Knospen und schnürten sich bereits ab, als sie kaum den vierten Teil der normalen Blütengröße erreicht hatten. Die Stiele dieser Blüten blieben gerade in die Luft gestreckt. Karsten vermutet, daß es sich um kleistogame Blüten handelt, und damit scheint meine Beobachtung übereinzustimmen, daß ich bei der Herstellung von Mikrotomschnitten durch die Zweigspitze auf geschlossene Blüten traf, die Knospengröße hatten und deren innere Blütenteile schon vollständig entwickelt waren. Die fertilen Pollenkörner waren aber bedeutend kleiner als die der offenen Blüten, sie hatten nur einen Durchmesser von 30—33 μ gegenüber 80—90 μ der andern. Genauere Feststellungen ließen sich nicht machen. Karsten weist darauf hin, daß Kleistogamie auch sonst bei einigen Nyctagineen beobachtet worden ist.

An den jungen Zweigspitzen erscheinen Blüten und Fruchtstiele in großer Zahl; bei der anfänglich geringen Entfernung der Knoten stehen sie zunächst dicht beieinander. Bei der Verlängerung des Fruchtstiels wachsen auch die Internodien in die Länge, die an den jüngeren Zweigen schon 8—10 cm lang sind und an den älteren noch länger. Die Fruchtstiele wachsen auch schräg nach außen. So ist dafür Sorge getragen, daß die Früchte in größerer Entfernung voneinander zu liegen kommen, und mit Hilfe der langen, ausläuferartigen Zweige findet eine langsame Verbreitung der Pflanze statt, ähnlich wie bei Trifolium subterraneum. Die Samen werden tief genug in

den Boden versenkt und sind so sicher vor Samen suchenden Tieren, auch finden sie günstige Keimungsbedingungen. Die anscheinend oberirdisch zur Entwicklung kommenden Samen der geschlossenen Blüten können unter Umständen für eine weitere Verbreitung sorgen.

Anatomische Verhältnisse bei der Fruchtentwicklung.

Eine eingehende Darstellung der anatomischen Verhältnisse bei dem Eindringungsorgan von Okenia hypogaea gibt Karsten; meine Aufgabe war es nun, die Verhältnisse bei den mehr zurückliegenden Stadien festzustellen und noch einige ergänzende histologische Untersuchungen zu machen. Dazu wurden Längsschnitte durch die Zweigspitze und Schnitte durch Knospen, Blüten und Fruchtspitzen verschiedenen Alters ausgeführt.



Abb. 18. $\frac{50}{1}$.

Die Entwicklung der Blüte beginnt ganz normal. Die junge, noch völlig eingeschlossene Blütenanlage (Abb. 18) ist noch unbehaart. Die Vegetationsspitze, an der sich die inneren Blütenanlagen als Höcker abheben, ist umgeben von der noch unentwickelten Blütenhülle. Die ersten Anlagen der Hochblätter treten als schmale Hervorstülpungen auf.

Nach der Befreiung von den Hüllen wachsen aus den Epidermiszellen die charakteristischen einreihigen, mehrzelligen Drüsenhaare mit kugelförmiger oder elliptischer Kopfzelle hervor. Besonders gehäuft erscheinen sie in der Mitte, wo sich die Blütenhülle jetzt zusammenschließt. Eine längere Strecke bleibt frei von Drüsenhaaren, sie erstreckt sich von ungefähr der zehnten Zellschicht unter, bis zur zehnten Zellschicht über der Ansatzstelle der Hochblätter, die sich hier schon deutlicher ausgebildet zeigen. Der obere drüsenlose Teil wird von ihnen bedeckt.



Abb. 19. $\frac{50}{1}$.

Diese Zone bleibt auch in späteren Stadien frei von Drüsenhaaren (Abb. 19). Die Blütenhülle ist dicht geschlossen und hat annähernd Kugelform. Sie hat unten nur vier Zellschichten im Durchmesser und verbreitert

sich nach oben zu. Zwischen der Blütenhülle und den Staubblattanlagen befindet sich ein größerer Spielraum. Die Hochblätter beginnen ihren kurzen dünnen Stiel auszubilden, mit dem sie schmal am Blütenstiel befestigt sind.

Während die Blüte an Größe zunimmt und die inneren Blütenteile soweit entwickelt werden, daß die Pollenmutterzellen angelegt werden,

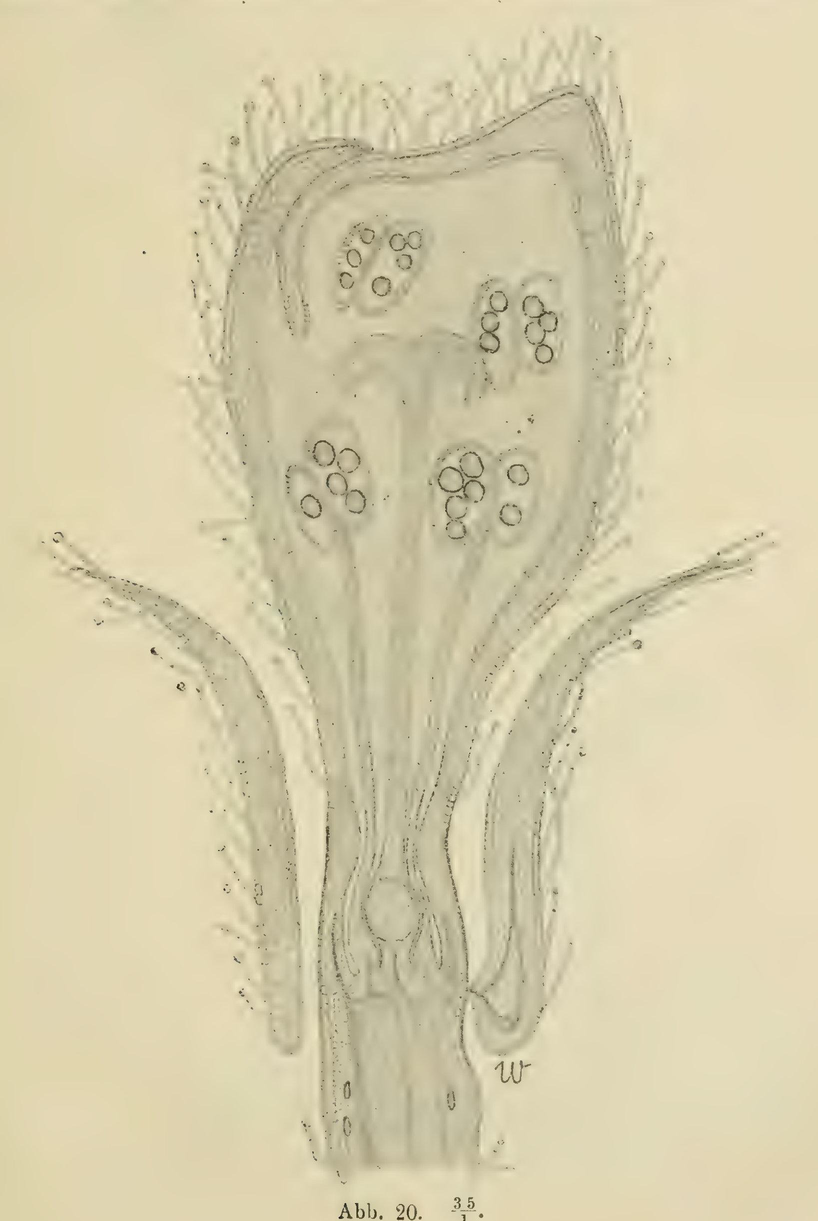


Abb. 20. $\frac{35}{1}$.

vergrößern sich auch die Hochblätter, so daß außer dem oberen Teil der kahlen Stelle durch die unteren Zipfel auch der untere teilweise verdeckt wird. Nicht weit unter dem oberen Rand der kahlen Stelle beginnt jetzt eine deutliche Einschnürung. In dem eingebogenen Teile

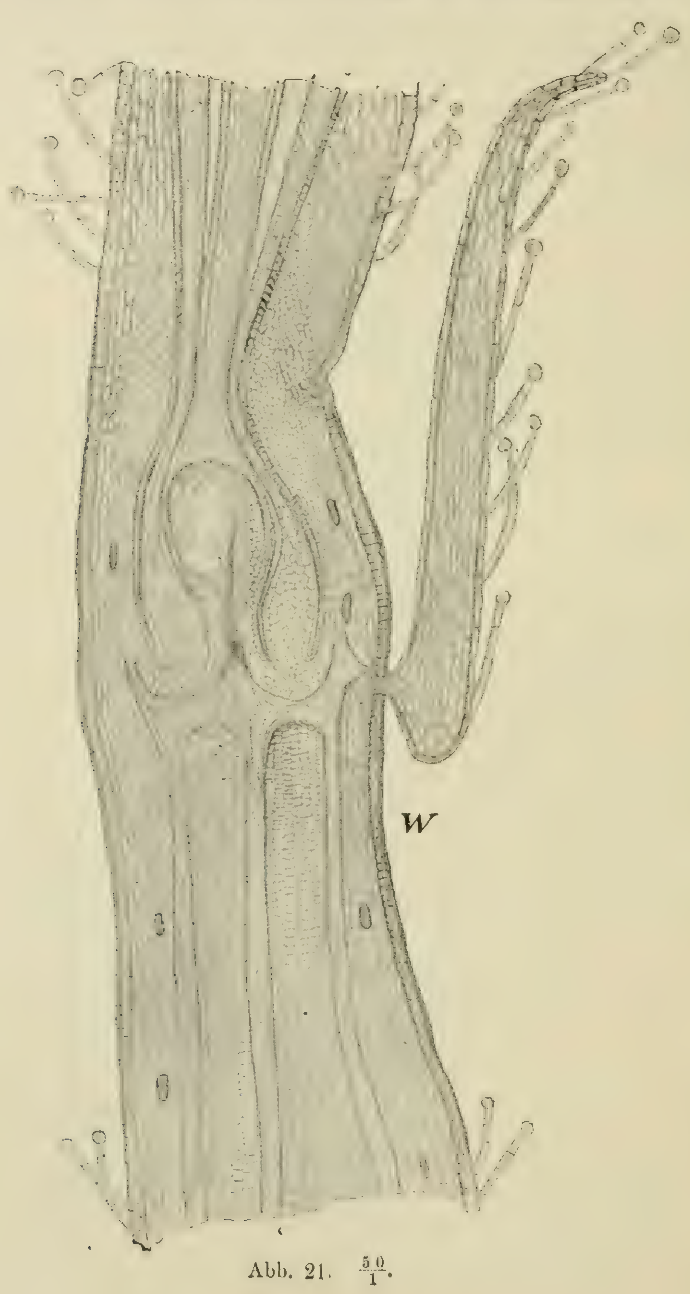


Abb. 21. $\frac{50}{1}$.

sieht man lebhafte Einschiebung von tangentialen und radialen Wänden, so daß sich ein kleinzelligeres Gewebe mit unregelmäßiger Zellanordnung bildet, das sich von dem darüber liegenden Gewebe mit reihenförmiger Anordnung deutlich abhebt. Die Einengung ist noch gering, so daß Griffel und Filamente noch genügend freien Raum zwischen sich lassen. Quer verlaufende Zellteilungen im Blütenstiel dicht hinter der Blüte lassen die Lage der Wachstumszone erkennen.

In dem Stadium, in dem die Ausbildung der Pollenkörner schon nahezu vollendet ist, sieht man weitere Umgestaltungen (Abb. 20). Die Blütenhülle hat die röhrige Form angenommen, die Ränder sind oben eingeschlagen. Filamente und Griffel sind bedeutend in die Länge gewachsen, die zwischen den Antheren stehende Narbe hat sich schildförmig ausgebreitet. Am Grunde der Filamente hat sich die oben erwähnte fleischige Gewebsverdickung gebildet. Die taillenförmige Einschnürung der Blütenröhre ist deutlich zu erkennen, nach innen zu findet an dieser Stelle eine Hervorwölbung des Gewebes statt, so daß sich im ganzen ein ringförmiger Wulst bildet, der beginnt den Innenraum zu verengen und die Filamente an den Griffel zu pressen. Die Zellen haben sich wieder reihenförmig parallel zur Oberfläche angeordnet, die Zellen dieses Gewebes sind aber deutlich kleiner als die weiter oben liegenden. Die Epidermiszellen dieses Teils sind verhältnismäßig hoch und sehr regelmäßig gebaut. Sie sind bedeckt von einer ziemlich starken Kutikula, die die ganze kahle Stelle überzieht.

Wenn die Blüte sich geöffnet hat und die Entleerung der Pollenkörner erfolgt, geht eine weitere Differenzierung vor sich (Abb. 21). Die wulstige Zone an der Blütenröhre an der Stelle der Einschnürung hat sich nach oben und unten noch vergrößert, und die Hervorwölbung nach dem Innern der Röhre zu geht so weit, daß die Filamente fest an den Griffel gepreßt werden, und an der stärksten Druckstelle, nicht weit über dem Fruchtknoten, erfahren sie auf diese Weise eine Verringerung ihres Durchmessers. Allmählich legen sich auch die höheren Teile der Blütenröhre dicht an die Filamente heran. An dem kahlen Teil der Blütenröhre haben sich die Epidermiszellen verstärkt, und die Kutikula ist stark geworden. Nun beginnt eine eigenartige Umbildung der oberen Portion des kleinzelligen Gewebes. Es setzen neue Zellteilungen ein, indem Wände radial eingefügt werden, die schräg orientiert sind, sie verlaufen von außen unten nach innen oben (Abb. 22). Dieser Gewebeteil erreicht zunächst eine Dicke von 12—15 Zellagen. So bildet sich ein in Schnitten deutlich sichtbarer Kegel heraus, dessen Spitze dadurch geschlossen wird, daß sich die Blütenröhre dicht an die Filamente anlegt. Die schräg angeordneten Zellen sind radial ziemlich stark gestreckt.

Nach dem Ausstreuen der Pollenkörner wird die Blütenhülle schlaff, und der Fruchtstiel biegt sich bereits erdwärts, die Hochblätter fallen bald ab und verschließen die kleinen Narben durch Wundgewebe. Die Außenseiten der Blütenröhre schließen sich auf eine

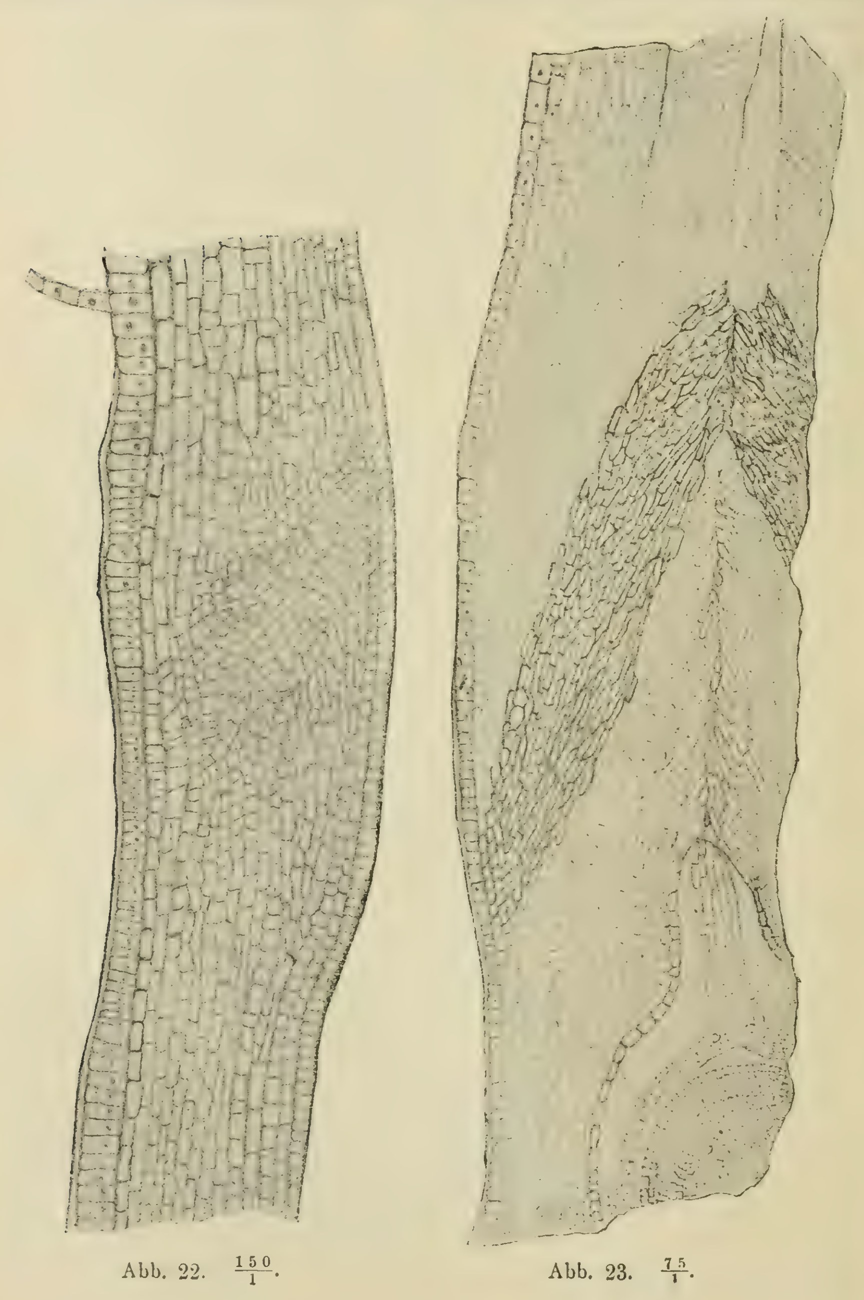


Abb. 22. $\frac{150}{1}$. Abb. 23. $\frac{75}{1}$.

längere Strecke dicht zusammen, und es beginnt jetzt die Ausbildung des für die Nyctagineen eigentümlichen Anthokarps. Ein Medianschnitt durch die Fruchtregion zeigt einige neue Veränderungen. Die Schrägorientierung der Zellen hat sich nach oben und unten weiter fortgesetzt, so daß sie schon in der Höhe der Samenanlagen beginnt und sich nach oben in die mit Drüsenhaaren besetzte Zone fortsetzt. Der zuerst angelegte, 12—15 Zellagen umfassende Teil hebt sich deutlich dadurch ab, daß die Zellwände anfangen zu verquellen, sie speichern infolgedessen Farbstoffe, wie Kongorot, Anilinblau, Hämatoxylin Delafield, viel stärker. Auf gefärbten Schnitten ist diese Zone daher sehr deutlich zu erkennen. Die beiden Gegenseiten wachsen gegeneinander, zum Teil mit solchem Druck, daß sich die Zellen an der Druckstelle verdicken oder sich vielfach hakenförmig umkrümmen (Abb. 23). Der Griffel und die Filamente vergehen, in dem inneren Hohlraum sind die Reste noch erkennbar, der untere Teil des Griffels bleibt weiterhin erhalten. Dort, wo die beiden Gegenseiten der Blütenröhre zusammenstoßen, ist nur noch wenig von den Resten zu erkennen. In der Wandung des Anthokarps und im Fruchtstiel erkennt man die für die ganze Pflanze charakteristischen großen Zellen mit den hier längs getroffenen Raphidenbündeln.

Die Verquellung des oben bezeichneten Teils schreitet nun weiter fort, so daß der obere Teil der Blütenröhre abgeworfen wird. Nun bildet das Anthokarp eine scharfe Spitze, wie Karsten eingehend beschreibt und abbildet. Der Fruchtstiel mit dem als Spitze daran sitzenden Anthokarp bildet ein sehr geeignetes Organ zum Eindringen in die Erde. Die Spitze ist umgeben von einem Kegel stark verschleimender Zellen, die sich bei der Reibung mit den Erdteilchen außen ablösen und in den kegelförmig zusammenlaufenden Zellreihen darunter stets neu nachgebildet werden (Abb. 24). So findet ein dauernder Ersatz der abgestoßenen Zellen statt. Die Wände der

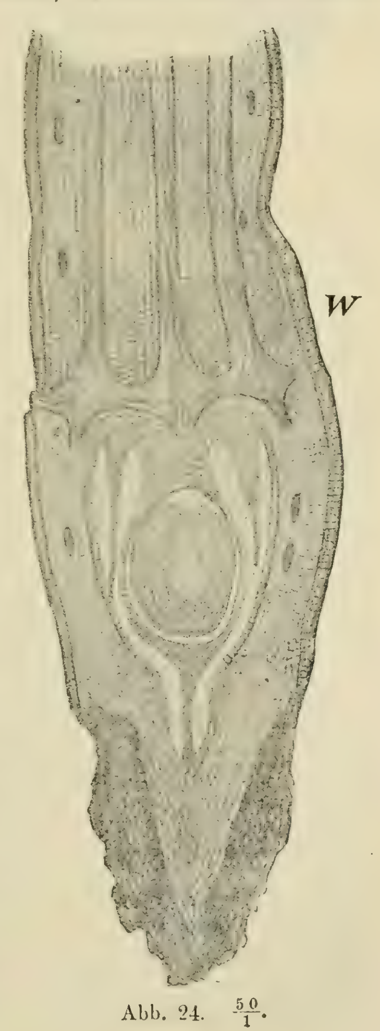


Abb. 24. $\frac{50}{1}$.

äußersten Schichten verquellen so stark, daß die Lumina der Zellen kaum noch erkennbar sind. Die nicht verquellenden inneren Zellen, die schräg orientiert sind, schließen sich durch Ineinanderpressen dicht zusammen, wie ein Querschnitt nicht weit über der Spitze des Anthokarps zeigt (Abb. 25). Die verquollenen Zellen mit kleinem Lumen lassen noch die konzentrische Anordnung erkennen, sie sind gegen die noch nicht verquollenen Zellen deutlich abgegrenzt. Wie dicht der Zusammenschluß nach der Mitte zu ist, erkennt man daraus, daß die hakige Umbiegung der gegeneinander stoßenden Zellen ziemlich häufig zu beobachten ist. Der hinter dem verquellenden Kegel des Anthokarps liegende Teil zeigt wieder die geradlinige, reihenförmige Zellanordnung parallel zu der Außenwand des Anthokarps. Die hohen starkwandigen Epidermiszellen sind von einer sehr dicken Kutikula überzogen, die der Oberfläche des eindringenden Organs eine harte glatte Beschaffenheit verleiht. Erst in einer größeren Entfernung von der Spitze beginnt der mit Drüsenhaaren besetzte Teil des Fruchtstiels. Günstig für das Eindringen in den Boden ist auch der Umstand, daß das Anthokarp ohne Absatz in den Fruchtstiel übergeht, so daß eine einheitliche gleichstarke Spitze erzeugt wird. Die Wachstumszone beginnt dicht hinter dem Anthokarp und reicht bis zur 15.—20. Zellschicht. Sie ist auf Längsschnitten sehr deutlich zu erkennen, da eine lebhafte Einschiebung von Querwänden erfolgt. In der Mitte des Anthokarps liegt die eigentliche Frucht in einem Hohlraum, der dadurch entstanden ist, daß die Filamente mit ihrer Ringwulst und der Griffelrest zum größten Teil resorbiert wurden.

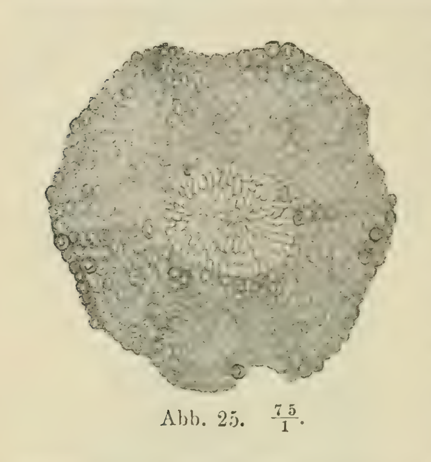


Abb. 25. $\frac{75}{1}$.

Bei den geschilderten Eigentümlichkeiten liegt bei Okenia ein Organ vor, das, wie Karsten zeigte, in Bau und Funktion einer Wurzelspitze gleicht. Die Kegelform, die Abstoßung verschleimender Zellen, die dahinter liegende glatte Oberfläche, die reihenförmige lückenlose Anordnung der inneren Zellen, die Lage der Wachstumszone gleicht den Verhältnissen bei Wurzelspitzen. Goebel (34, S. 14) zeigte, daß ähnliche Anpassungen auch bei Ausläufern vorkommen. Bei Tulipa praecox sondern die spitz zulaufenden Ausläufer, die im Boden vorwärts dringen, an der Spitze Schleim ab, und die Wachstumszone ist auf eine kurze Strecke hinter der Spitze beschränkt. So bietet Okenia einen neuen Beweis dafür, daß ver-

schiedenartige Organe durch gleiche Funktion einen gleichen Bau erhalten können.

Der Fruchtstiel von Okenia zeigt auch einen zweckentsprechenden Bau, er ist durch mechanische Elemente genügend gefestigt. Er gleicht in seinem Aufbau dem Stengel, nur weist letzterer stärkere Verholzung auf. Auf einem Längsschnitt (Abb. 24) trifft man meistens mehrere, meist drei Gefäßbündelstränge, die ziemlich breit sind und starke Bastfasern enthalten. Dicht unter der Frucht breiten sich die Gefäßbündelstränge seitlich nach allen Richtungen aus und bilden so eine dem Anthokarp aufsitzende mechanisch gefestigte Platte. Auf Längsschnitten erkennt man auch die Zusammensetzung des Fruchtstiels aus regelmäßig in parallelen Reihen angeordneten, radial gestreckten Zellen. Ein Querschnitt durch den Fruchtstiel (Abb. 26)

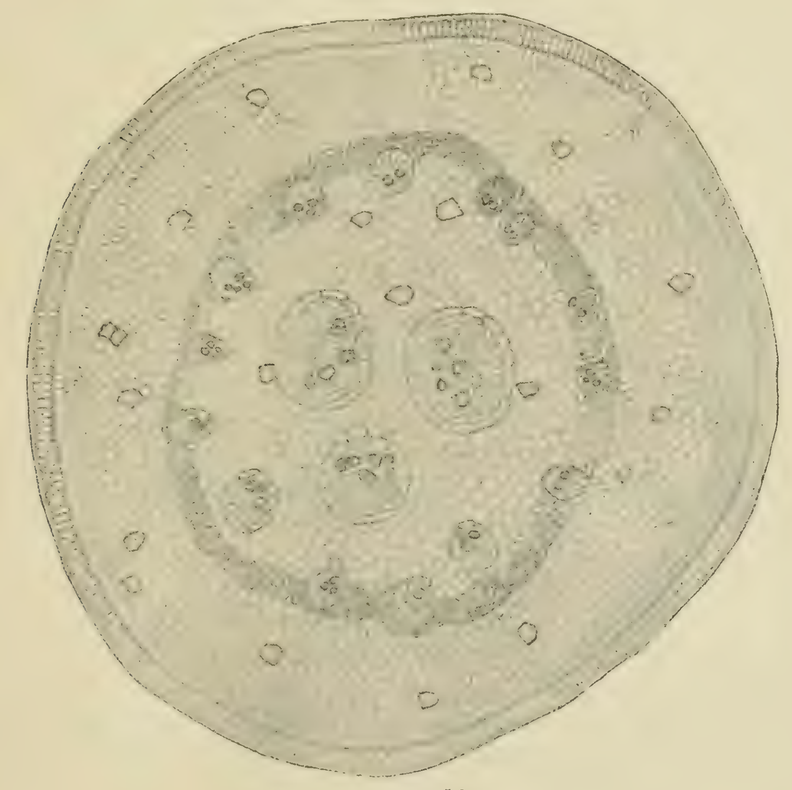


Abb. 26. $\frac{50}{1}$.

zeigt folgende Verhältnisse. Die hohen starkwandigen Epidermiszellen sind von einer dicken Kutikula überzogen. Die obersten 2—3 Zellschichten der Rinde sind noch deutlich konzentrisch angeordnet, elliptisch mit radial stehender Längsachse. Die darunter liegenden

Rindenzellen sind mehr oder weniger deutlich konzentrisch angeordnet und, ebenso wie die Markzellen, im Querschnitt kreisrund. Im Rindengewebe liegen vereinzelt große Raphidenzellen, die Raphiden sind hier quer getroffen. Eigenartig, wie bei den Nyctagineen überhaupt, ist die Anordnung der Gefäßbündel, vgl. Solereder (35, S. 728 und Ergänzungsband S. 408). Die im Querschnitt sichtbaren drei mittleren Gefäßbündel sind die primären; das zwischen ihnen liegende Markgewebe nimmt einen sehr kleinen Raum ein. Diese primären Gefäßbündel sind sehr groß, im Querschnitt kreisförmig und weisen starke Baststränge auf. In der außerhalb dieser Gefäßbündel liegenden Rinde liegen die sekundären Gefäßbündel. Sie sind in dem inneren markartigen Teil unregelmäßig verstreut, dann liegen sie vor allem in einem rings geschlossenen Ring von Bastzellen, die in 4—6 Lagen übereinander angeordnet sind und dem Fruchtstiel eine bedeutende Festigkeit geben. Durch diese Häufung mechanischer Elemente ist der Fruchtstiel ein geeignetes Organ zum Einstoßen des Anthokarps in die Erde.

Die eigenartige Ausbildung des Anthokarps von Okenia erinnert an ähnliche Eigentümlichkeiten, wie sie bei anderen Gliedern der Familie der Nyctagineen vorkommen. Die Einschnürung der Blütenhülle ist nach Heimerl (32) in geringerem Maße schon zu finden bei Pisonia und Neea (vgl. Heimerls Abbildung der männlichen Blüte von Neea constricta). Der unter der Einschnürung liegende Teil bildet sich zum Anthokarp aus und der obere bleibt in Form von trockenen Zähnchen daran sitzen. Bei den Mirabileae, zu denen auch Okenia gehört, findet durchweg eine scharfe Einschnürung der Blütenhülle statt, so daß gerade Raum für den Durchtritt der Filamente und des Griffels bleibt (vgl. Heimerls Abbildungen von Mirabilis viscosa und M. Jalapa). Nach dem Verwelken des oberen Teils schließt sich der untere meist ab, am dichtesten dann bei Okenia. Daß gewisse Teile der Anthokarpwandung verquellen, ist schon bei Boerhavia zu finden. Die äußersten Schichten zerfließen nach Heimerl mit Wasser zu einem Schleim. Hier ist es aber eine unter der Epidermis liegende einfache Schicht palisadenartiger verschleimter Zellen, die die Erscheinung hervorruft. Bei Boerhavia dient nach Heimerl die Einrichtung dazu, dem Keimling das Durchbrechen zu erleichtern und um einen kleinen Wasservorrat festzuhalten. Diese erwähnten Eigentümlichkeiten sind nun bei Okenia zusammengetreten, weiter ausgebildet und in den Dienst der einen Funktion, des Eindringens in die Erde, gestellt.

III. Zusammenfassende biologische Betrachtungen.

1. Resultate der vergleichenden Untersuchungen.

Die im System mehr oder weniger weit voneinander entfernten geokarpen Pflanzen haben bei gleichen biologischen Verhältnissen ähnliche Einrichtungen ausgebildet, um die Versenkung der Früchte in die Erde zu gewährleisten.

Die untersuchten geokarpen Pflanzen weisen einen mehr oder weniger kriechenden Wuchs auf, am deutlichsten tritt das hervor bei Kerstingiella geocarpa, deren Sproß sich umlegt (ähnlich ist es bei Voandzeia subterranea). Trifolium subterraneum und Okenia hypogaea haben lange Seitenzweige, die auf dem Boden nach Art von Ausläufern hinkriechen. Arachis hypogaea hat zwar einen aufrechten Hauptstengel, aber die Seitenzweige richten sich erst in die Höhe, nachdem sie ein Stück auf dem Boden hingewachsen sind. Dieser kriechende Wuchs ermöglicht es den Pflanzen, die Blüten unweit des Bodens zu erzeugen und die Früchte leicht in den Boden zu versenken.

Die Blüten sitzen an den liegenden Zweigen, nur bei Arachis kommen sie auch in größerer Höhe vor, die tief angelegten überwiegen jedoch. Die Blüten sind verhältnismäßig groß und leuchtend, nur die kleinen Köpfchen von Trifolium subterraneum sind unscheinbar. Trotzdem sind sie nicht auf Insektenbestäubung angewiesen, vielmehr scheint Selbstbestäubung vorzuliegen. Bei Trifolium subterraneum findet ein Auswachsen der Pollenschläuche in den Antheren und Selbstbestäubung statt. Bei Arachis und Okenia treten neben den normalen Blüten auch kleistogame auf. Bei Arachis entstehen sie unterirdisch und erzeugen normale Früchte, bei Okenia bilden sie anscheinend oberirdische Früchte.

Die Organe, die das Eindringen in den Boden besorgen, zeigen ähnliche Einrichtungen. Bei Arachis und Kerstingiella kommt es zur Ausbildung eines Gynophors, d. i. einer bedeutenden Streckung der Zone des Fruchtknotens zwischen dem Fruchtstiel und den Samenanlagen. Auf diese Weise entsteht ein bei Arachis bis 15 cm, bei Kerstingiella bis 5 cm langes stengelartiges Eindringungsorgan, das den Fruchtknoten als Spitze trägt. Bei Okenia besorgt der sehr in die Länge wachsende Fruchtstiel, der als Spitze die von einem Anthokarp geschützte Frucht trägt, das Durchstoßen des Erdbodens. Von allen abweichend wird bei Trifolium subterraneum das Köpfchen durch den Infloreszenzstiel, an den die Blüten zurückgeklappt sind, in den Boden gedrückt, die Spitze wird gebildet von den am Ende des Infloreszenzstiels stehenden kegelförmig zusammengeneigten sterilen Mittelblüten. Bei Voandzeia subterranea, das ich hier anfügen möchte, besorgt auch der mit zwei Blüten versehene Infloreszenzstiel, der

vorn ein Eindringungspolster trägt, das Versenken der Früchte in die Erde.

Die eindringende Spitze zeigt bei Arachis, Kerstingiella und Okenia im äußeren und inneren Bau Ähnlichkeiten mit Wurzelspitzen. Bei Arachis ist der Eindringungskegel sehr scharf zugespitzt und glänzend glatt. Die Epidermiszellen sind hoch und dickwandig, die Kutikula ist sehr dick. Die inneren Zellen sind reihenförmig und lückenlos angeordnet. Kerstingiella zeigt eine mehr keilförmige, seitlich zusammengepreßte Spitze, lückenlose reihenförmige Anordnung der inneren Zellen. Hohe dickwandige Epidermiszellen und anscheinend auch schleimiger Überzug von den Aussonderungen kolleterenartiger Drüsenhaare erleichtern das Eindringen. Bei Arachis und Kerstingiella erinnert auch die Gliederung der Gewebeschichten der Spitze in drei Zonen an die Verhältnisse bei Wurzelspitzen. Okenia weist eine scharfe Spitze auf, die durch das Abstoßen der obersten verquellenden Zellschichten zum Durchdringen der Bodenschichten gut geeignet ist. Der Teil über der verquellenden Schicht zeigt hohe starkwandige Epidermiszellen, starke Kutikula und geschlossene reihenförmige Anordnung der inneren Zellen. Der durch das scharfe Zusammenneigen der mittleren sterilen Blüten von Trifolium subterraneum gebildete Kegel ist ein genügend straffes Gebilde zum Eindringen in den Boden, die Aussonderungen der zahlreichen Drüsenhaare, vor allem an der Spitze, tragen wahrscheinlich noch zur Verminderung der Reibung mit den Erdpartikelchen bei.

Die Fruchtanlage bleibt so lange ein kleines unscheinbares Gebilde, bis die erforderliche Tiefenlage erreicht ist, erst dann erfolgt ihr Umbiegen bei Arachis und Kerstingiella und ihr Dickenwachstum. Auch bei Trifolium subterraneum erfolgt die Verdickung der Samenanlagen und des ganzen Köpfchens erst nach völligem Versenken in den Boden. Nach dem Erreichen der normalen Tiefenlage geht die Entwicklung der Frucht schnell vor sich mit Hilfe der im Gynophor oder Infloreszenzstiel in großen Massen vorhandenen Stärke.

Die Wachstumszone des in den Boden eindringenden Organs hat dieselbe Lage wie bei Wurzelspitzen, sie liegt bei den untersuchten geokarpen Pflanzen dicht hinter der Fruchtanlage und ist auf diese Zone beschränkt. So liegt der Angriffspunkt der Druckkraft dicht hinter der Spitze, und diese kann den Widerstand der Erdschichten gut überwinden.

Das stengelartig gestreckte eindringende Organ, Gynophor oder Fruchtstiel, ist mechanisch stark gefestigt durch breite Gefäßbündelstränge, die bei allen untersuchten Pflanzen dicke Auflagerungen von meist verholzenden Baststrängen haben. Bei Arachis sind zahlreiche konzentrisch angeordnete Gefäßbündel mit sichelförmigen Bastauf-

lagerungen vorhanden, bei Kerstingiella zahlreiche breite Gefäßbündel in konzentrischer Anordnung, die an der Außenseite einen nur einige Male durchbrochenen, fast geschlossenen Bastring haben. Der Fruchtstiel von Okenia zeigt neben großen primären und zahlreichen sekundären Gefäßbündeln einen völlig geschlossenen Ring von starken Bastzellen. Der Infloreszenzstiel von Trifolium subterraneum zeigt eine größere Anzahl von verhältnismäßig sehr großen Gefäßbündeln, deren breite Bastteile stark verholzt sind. Die verholzten Interfaszikularzellen vervollständigen den Ring der Festigungselemente. Die mechanisch gefestigten Organe bilden ein günstiges Widerlager für die in den Boden dringende Spitze.

Über die Ursache des Umbiegens der Gynophore und Fruchtstiele nach der Erde zu ist erst weniges festgestellt worden. Bei Arachis ist zuerst positiver Geotropismus die richtende Kraft, bei Ausbildung der Frucht tritt Diageotropismus an seine Stelle. Bei Kerstingiella scheinen ähnliche Verhältnisse vorzuliegen. Die Umbiegung des Infloreszenzstiels von Trifolium subterraneum scheint eine autonome Bewegung zu sein.

2. Biologische Bedeutung der Geokarpie.

Die Frage nach der biologischen Bedeutung der eigenartigen Erscheinung der Geokarpie ist schon verschiedentlich gestreift worden, und man hat sie verschieden beantwortet. Es dürfte schwer sein, sie allgemein ohne entsprechende Versuche zu beantworten. Den Gedanken, daß die Geokarpie als ein Schutz gegen Tierfraß anzusehen ist, sprechen die meisten Beobachter aus, so schon Linné (zitiert bei Huth [2]), dann Taubert in Engler-Prantl (23), Darwin (7), Roß (26), Stockton-Pettit (8) und Buscalioni und Muscatello (36). Die Berechtigung dieser Anschauung ist nicht von der Hand zu weisen; denn es ist sehr wohl zu denken, daß diese Pflanzen, die größtenteils ein dichtes nährstoffreiches Laub haben, der Gefahr des Gefressenwerdens durch Tiere stark ausgesetzt sind. Besonders wird Trifolium subterraneum gefährdet sein, da es auf Weiden und an Wegrändern vorkommt. Bei Arachis, Kerstingiella und Trifolium hat die Pflanze schon der Reife nahe Früchte, wenn sie noch voll belaubt ist. Selbst wenn der oberirdische Teil zerstört würde, bliebe doch die Art erhalten, da ein Teil der Samen wieder an Ort und Stelle keimen würde. Bei Arachis sind die Verhältnisse am genauesten studiert. Die Fähigkeit einigermaßen weit entwickelter Früchte, sich selbst und die Pflanze durch ihre absorbierenden Haare noch einige Zeit bei abgeschnittenen Wurzeln zu ernähren, ist doch ein Beweis dafür, daß die Früchte auch ohne die belaubten Teile der Pflanze zur Not zur Reife gebracht werden können. Die massenhaft im langen Gynophor vorhandene Stärke kann zur endgültigen Ausbildung der Samen ver-

wertet werden. Für Kerstingiella fehlt es an näheren Beobachtungen. Bei Trifolium subterraneum kann man feststellen, daß ein Teil der unterirdischen Samen bereits der Reife nahe ist, wenn die Seitenzweige noch weiter wachsen und neue Blätter und Blüten bilden. Hier scheint das Versenken der Früchte in die Erde auch die Bedeutung zu haben, daß sie in bezug auf gleichmäßige Feuchtigkeit und Temperatur im Boden günstigere Verhältnisse finden, wie schon Darwin (7, S. 443) vermutete. Bei Okenia wird durch das Abwärtsbiegen der Fruchtstiele dafür Sorge getragen, daß die Samen genügend tief in den trocknen nährstoffarmen Dünensand versenkt werden, um in einiger Tiefe bei größerer Feuchtigkeit bessere Keimungsbedingungen zu finden.

Das Versenken der Früchte in die Erde hat den Nachteil für die Pflanze, daß diese dicht bei der Mutterpflanze keimen. Bei Arachis, die in einem Umkreis von 40 cm im Durchmesser über 30 Früchte erzeugt, ferner bei Kerstingiella, die dicht beieinander 80 Früchte und mehr trägt, ebenso bei Voandzeia, würde das Keimen aller erzeugten Samen zu einem erbitterten Existenzkampf führen; denn es muß in Betracht gezogen werden, daß alle diese Früchte noch mehrsamig sind. Diese drei Pflanzen müssen aber bei unserer Betrachtung ausscheiden, da sie Kulturpflanzen sind und sich so vielleicht in anderer Richtung entwickeln als die uns nicht bekannten Stammpflanzen. Bei Trifolium subterraneum und Okenia liegen die Verhältnisse anders. Beide Pflanzen erzeugen sehr lange ausläuferartige Seitenzweige, und in ungefähr 10 cm Abstand wird jedesmal eine Frucht in die Erde versenkt. So liegen die Samen genügend weit voneinander entfernt, und es findet ein langsames Fortwandern der Pflanze statt. Daß diese Verhältnisse für Trifolium subterraneum nicht ungünstig sind, zeigt sich darin, daß diese eine so weite Verbreitung gefunden hat. Die Pflanze hat nach Roß (26) vielleicht noch den Vorteil, daß die Samen denselben günstigen Standort wie die Mutterpflanze finden.

Wenn man sich ein Bild von der Entstehung der Geokarpie machen will, so kann man mit Richter (9, S. 29) annehmen, daß die Pflanzen durch besondere Umstände von der Aërokarpie zur Amphikarpie und endlich zur Geokarpie gekommen sind. Dafür spricht der Umstand, daß man amphikarpe Pflanzen experimentell in aërokarpe verwandeln kann, wie Grimbach (28) bei Cardamine chenopodifolia zeigte, und daß man geokarpe experimentell zu amphikarpen machen kann, wie oben für Trifolium subterraneum und Kerstingiella geocarpa gezeigt wurde, und wie es Pampaloni (13) bei Morisia hypogaea ausführte. Den ältesten Typ stellt Arachis hypogaea dar, bei ihr ist die Eigenschaft der Geokarpie so festgelegt, daß eine Bildung oberirdischer Früchte unmöglich ist, da alle Fruchtknoten, die den Erdboden nicht erreichen, absterben.

Halle a. S., Botanisches Institut.

Literaturverzeichnis.

1. Treviranus, Amphikarpie und Geokarpie. Bot. Zeitg. 1863.
2. Huth, Über geokarpe, amphikarpe und heterokarpe Pflanzen. Abh. aus dem Gesamtgeb. d. Naturwiss. Bd. 8, 1891.
3. Bureau, Sur un figuier à fruits souterrains. Journ. de Bot. 1888.
4. Lindman, Einige amphikarpe Pflanzen der südbrasilischen Flora. Ofersigt af Kongl. Vetensk. Akad. Förhandl. Stockholm 1900.
5. Harms, Über Geokarpie bei einer afrikanischen Leguminose. Sitzungsber. der Deutsch. Bot. Ges. 1908.
6. Huth, Heteromerikarpie und ähnliche Erscheinungen der Fruchtbildung. Abh. aus dem Gesamtgeb. d. Naturw. 1895.
7. Darwin, Das Bewegungsvermögen der Pflanzen. Übers. von Carus. Stuttgart 1881.
8. Stockton-Pettit, Arachis hypogaea. Memoirs of the Torrey Botanical Club Bd. 4, 1895.
9. Richter, Beiträge zur Biologie von Arachis hypogaea. Diss. Breslau 1899.
10. Van der Wolk, Researches concerning geocarpy. Publications sur la Physiol. Végétale. Nimègue 1914.
11. Gibelli e Belli, Rivista critica delle Specie di Trifolium italiane. Memorie delle Reale Accad. d. Scienze di Torino 1893.
12. Karsten, G., Notizen über einige mexikanische Pflanzen. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 1897.
13. Pampaloni, Osservationi sui fenomeni di geocarpismo nella Morisia hypogaea. Nuovo Giornale Bot. Ital. 1897.
14. Harms, Leguminosen, in Engler, Pflanzenwelt Afrikas III, 1. Berlin 1915.
15. Engler, Pflanzenwelt Ost-Afrikas, Teil B. Berlin 1895.
16. Kurtz, Über Arachis hypogaea. Verhandl. d. Bot. Vereins d. Prov. Brandenburg. Berlin 1875.
17. Knuth, Handbuch der Blütenbiologie. Leipzig 1904, III. Bd., 1. Teil.
18. Goebel, Die kleistogamen Blüten und die Anpassungstheorien. Biolog. Zentralblatt 1904.
19. Didrichsen, Noget om den Saakaldte Jordnot, Arachis hypogaea. Botanisk Tidsskrift 1866.
20. Goebel, Morphologische und biologische Bemerkungen. Flora 1915.
21. Mattirolo e Buscalioni, Ricerche anatomo-fisiologiche sui tegumenti seminali delle Papilionacee. Mem. Reale Accad. d. Scienze di Torino Ser. II, Bd. 42, 1892.

22. Chevalier, Compt. rend. Acad. Paris 1910.
23. Engler-Prantl, Natürl. Pflanzenfamilien III, 3.
24. Warming, Über Trifolium subterraneum. Sitzungsber. d. Bot. Ges. zu Stockholm 1883. Ref. Bot. Zentralblatt 1883.
25. Glaab, Beobachtungen über die Entwickelung des Blüten- und Fruchtstandes von Trifolium subterraneum. Deutsche Bot. Monatsschrift 1890.
26. Roß, Movimento carpotropico nel Trifolium subterraneum. Malpighia 1891.
27. Belli, Sui rapporti sistematico-biologici del Trifolium subterraneum L. cogli affini del gruppo Calycimorphum Presl. Malpighia 1892.
28. Grimbach, Vergleichende Anatomie verschiedenartiger Früchte und Samen bei derselben Spezies. Diss. Münster 1913.
29. v. Mohl, Einige Beobachtungen über dimorphe Blüten. Bot. Zeitg. 1863.
30. Rößler, Beiträge zur Kleistogamie. Flora 1900.
31. Baillon, Sur l'émission des tubes polliniques des Helianthemum. Adansonia 1862.
32. Engler-Prantl, Natürliche Pflanzenfamilien III, 1b.
33. Baillon, Histoire des plantes IV, 1873.
34. Goebel, Organographie der Pflanzen I, 2. Aufl. Jena 1913.
35. Solereder, Systematische Anatomie der Dikotyledonen 1899 und Ergänzungsband 1908.
36. Buscalioni e Muscatello, L'origine di alcune pianti a frutti sotterranei (geocarpiche). Boll. Accad. Catania 1910.

Erklärung der Tafelfiguren.

Tafel IX.

Fig. 1. Arachis hypogaea. Unterer Teil der Pflanze mit verschiedenen Fruchtstadien. $^3/_4$ nat. Gr.

Fig. 2. Arachis hypogaea. Im Klinostaten an horizontaler Achse gedrehte Pflanze mit geradeaus gewachsenem Gynophor. $^2/_3$ nat. Gr.

Fig. 3. Arachis hypogaea. Im horizontal gelegten Topf geradeaus gewachsene Frucht. $^3/_4$ nat. Gr.

Fig. 4. Arachis hypogaea. Im Klinostaten an horizontaler Achse gedrehte Pflanze mit geradeaus gewachsener Frucht. $^3/_4$ nat. Gr.

Fig. 5. Kerstingiella geocarpa. Pflanze mit verschiedenen Fruchtstadien. $^2/_3$ nat. Gr.

Fig. 6. Trifolium subterraneum. Aufeinanderfolgende Stadien der Entwicklung des Fruchtstandes. Nat. Gr.

Druck von R. Nischkowsky in Breslau.





Fig. 1

Fi



Fig. 4

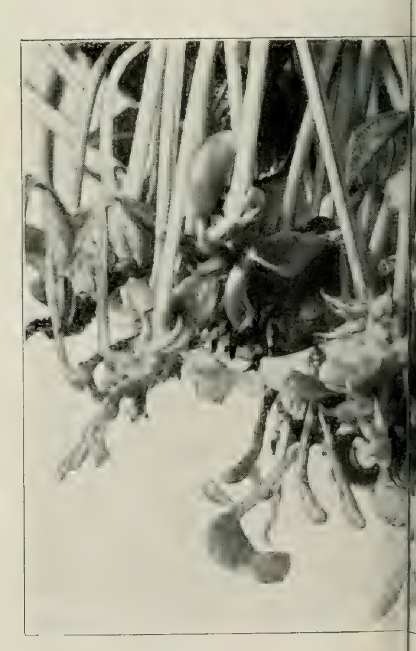


Fig. 5

phot. E. Theune.

Fig. 1—4 Arachis hypogaea, Fig. 5 Kerstingiella





Fig. 3

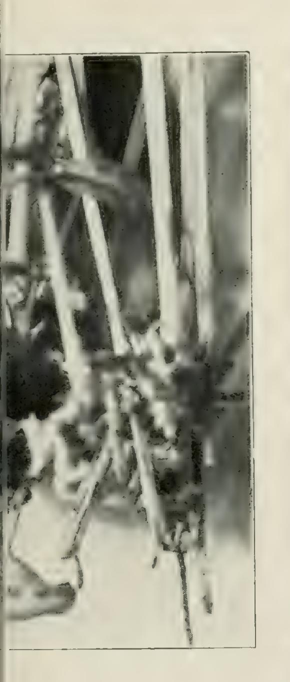




Fig. 6

…ocarpa, Fig. 6 Trifolium subterraneum.

Louis Gerstner, Kunstanstalt, Leipzig.



Beiträge

zur

Biologie der Pflanzen.

Begründet von

Professor Dr. Ferd. Cohn,

herausgegeben von

Dr. Felix Rosen,
Professor an der Universität Breslau.

Dreizehnter Band. Drittes Heft.
Mit acht Tafeln.

Breslau 1917.
J. U. Kern's Verlag
(Max Müller).



Inhalt des dritten Heftes.



Botrytis cinerea als Parasit auf Aesculus parviflora Walt. und Aesculus Hippocastanum.

(Zugleich ein infektionstechnischer Versuch.)

Von **Dr. Alfred Markowski.**

(Mit Tafel X und XI.)

Literarischer Überblick.

Wenn man die Literatur durchgeht, so gelangt man zu der Überzeugung, daß die Mycelien mit der Botrytis-Konidienform zum weitaus größten Teile hinsichtlich ihrer Nahrung nicht wählerisch sind. Sie finden sich — sobald nur die atmosphärischen Verhältnisse, ganz besonders die Luftfeuchtigkeit, ihrem Gedeihen günstig sind — auf Pflanzen der verschiedensten Familien und auf den verschiedensten Pflanzenteilen ein. Sie besitzen dementsprechend eine weite Verbreitung, wenn auch, wie K. Saito[1]) wenigstens für die verschiedenen Örtlichkeiten Tokyos festgestellt hat, Botrytis cinerea-Keime bei weitem nicht so häufig und ständig in der Atmosphäre verbreitet sind wie beispielsweise Cladosporium herbarum, Penicillium glaucum, Aspergillus-, Mucor-, Macrosporium-, Moniliaarten u. a.

Der größte Teil der Botrytiswirte sind krautige Pflanzen oder doch die weichen und krautigen Teile, wie Blätter, Blüten oder Früchte strauchartiger resp. baumartiger Gewächse. Vornehmlich sind Cruciferen, wie Rhaphanus-, Brassicaarten u. a., von dem Krankheitserreger befallen. Nicht minder häufig treten Botrytis-Konidien an Compositen, wie Helianthus annuus, Helianthus tuberosus, Astern, Georginen, auch an Lactuca sativa auf. Auch sonst zeigen sich nicht selten gerade die wohlgepflegten Gartenpflanzen — vielleicht infolge des sorgsamen allzu häufigen Begießens — von der Krankheit ergriffen und in ihrer Existenz bedroht. Hiltner[2]) beobachtete sie

[1]) K. Saito, Untersuchungen über die atmosphärischen Pilzkeime. Journ. College of Science Tokyo, Vol. XVIII, art. 5.

[2]) L. Hiltner, Einige durch Botrytis cinerea erzeugte Krankheiten gärtnerischer u landwirtsch. Kulturpfl. und deren Bekämpfung. Tharandt 1892.

an Begonien, Balsaminen, Levkojen u. a. An Rosen werden nach J. Beauverie[1]) die Bastteile der Gefäßbündel in den Blütenstielen zerstört. Spaulding[2]) beschrieb eine parasitische Botrytis an Chrysanthemum und Poinsettia und beobachtete bei der letzteren im Zusammenhang mit der Krankheit an den Blattunterseiten Ausscheidungen von Gummitröpfchen. Auf Stachelbeeren will Salmon[3]) einen Angriff des Pilzes auf das junge Holz konstatiert haben, während bei der leicht zu Ödem neigenden Johannisbeere Ribes aureum nach Wulff[4]) die wassersüchtigen Exemplare ganz besonders stark befallen werden. Epidemieartiges Auftreten der Krankheit wurde von Kissling[5]) bei Gentiana asclepiadea, ferner von F. Cavara bei Pelargonium zonale, Citrus, Listera u. a. beobachtet und beschrieben. Beim Alpenveilchen und Primula sinensis hat C. Wehmer[6]) in anatomischen Untersuchungen den Verlauf einer Botrytisinfektion der Blätter genauer verfolgt. Zwischen den Schalen der Speisezwiebel fand und beschrieb zuerst Sorauer[7]) das Auftreten eines grauen Botrytisschimmels, eine Erkrankung, die mit Vertrocknungs- und Einsenkungssymptomen am Zwiebelhalse verbunden ist.

Daß auch landwirtschaftlich wichtige Kulturpflanzen dem Angriff der Botrytismycelien erliegen, zeigen die Schäden, die der Hanfkrebs[8]), eine bei uns zuerst im Elsaß aufgetretene, als Botrytis infestans bezeichnete Krankheit an Cannabis sativa, ferner der Kleekrebs an den Kleearten anzurichten imstande sind. Auch an Buchweizen und Kartoffeln[9]) haben Botrytismycelien Geschmack gefunden und können hier unter Umständen erheblichen Schaden verursachen, indem beispielsweise die befallenen Kartoffelstengel und -blätter rasch absterben und die Knollen demzufolge klein bleiben. Die mit Botrytis von vielen Autoren in Zusammenhang gebrachten Sklerotiniaerkrankungen an den

---

[1]) J. Beauverie, La pourriture des roses. — Les Amis des Roses; Société Française des Rosieristes. Juli-August 1910.

[2]) P. Spaulding, Botrytis as a parasite upon Chrysanthemums usw. 21. Jahresbericht des Missouri Botanical Garden 1910, p. 185—188.

[3]) Salmon, The Sclerotinia (Botrytis) disease of the gooseberry or dieback. The journal of the Board of Agriculture. London, Bd. 17, 1910, S. 1—9.

[4]) Th. Wulff, Einige Botrytiskrankheiten der Ribesarten. Archiv f. Botan. 08.

[5]) Kissling, Beitrag zur Biologie der Botrytis cin. Hedwigia 1889, Nr. 4.

[6]) C. Wehmer, Durch Botrytis hervorgerufene Blattfäule von Zimmerpflanzen. Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten, IV, 1894, S. 204.

[7]) P. Sorauer, Handbuch der Pfl.-Kr., 2. Aufl., II, S. 294.

[8]) J. Behrens, Über das Auftreten des Hanfkrebses im Elsaß. Zeitschrift für Pfl.-Kr., I, 1891, S. 208.

[9]) O. Kirchner, Die Stengelfäule, eine neu auftretende Krankheit der Kartoffeln in Württemberg. Wochenblatt f. Landw., 1893, Nr. 34. Vgl. Ritzema-Bos, Zeitschrift f. Pfl.-Kr. IV, 1894, S. 144.

Rüben von Daucus, Brassica, Beta, Raphanus, Cichorium, Helianthus tuberosus mögen hier ebenfalls genannt sein. So beschrieb sie Kölpin-Ravn[1]) an bereits eingemieteten Rüben von Beta. Vielfach studiert und beschrieben ist die als Botrytis acinorum angesprochene Krankheit an Reben, die auch als Edelfäule bezeichnet und von den Winzern gern gesehen wird, sofern der Pilz die bereits reifen Trauben befällt. Ein Befall der unreifen Beeren kann aber als sogenannte Sauerfäule der gesamten Weinernte verderblich werden. 1896 herrschte diese Krankheit in Italien epidemisch, und G. Cuboni[2]) und U. Brizi[3]) haben eine eingehende Darstellung der Krankheit gegeben.

Daß aber Botrytismycelien nicht zögern, auch Sträucher und Bäume zu befallen, ist neuerdings verschiedentlich bekannt geworden. 1905 beschrieb A. Osterwalder[4]) „Die Sklerotienkrankheit bei den Forsythien" und beobachtete an den verwelkten haftenbleibenden Blüten und Blütenstielen Konidienrasen von Botrytis cinerea. Schon 1903 hatte A. Prunet[5]) das Zweigsterben des Feigenbaumes auf denselben Pilz zurückgeführt. Hier finden sich zunächst an den noch nicht ausgereiften, am Baum hängenbleibenden Feigen Konidienrasen ein und sollen von hier aus die jungen Zweige infizieren. Ähnlich mag es sich bei den Aprikosenbäumen verhalten sollen, deren junge Früchte von Botrytis völlig mumifiziert werden; in Kalifornien sind auf diese Weise Ernteausfälle bis zu 50% vorgekommen[6]). Auf Syringa wurde die Krankheit 1911 von Griffon und Maublanc[7]) festgestellt.

Am drastischsten aber ist wohl die multivore Natur der Botrytismycelien durch die Versuchsresultate verschiedener Autoren zum Ausdruck gekommen, die den Pilz von krautigen Pflanzen ohne weitere Schwierigkeiten auf verschiedene Koniferen erfolgreich überimpften. Daher ist es wohl auch keine Frage mehr, daß die von v. Tubeuf[8])

---

[1]) Kölpin-Ravn, Roeforrandnelsen i Winteren 1908/09. 8. Beretning fra de samvirkende danske Landboforeningers. Plantepathologiske Forsöksvirksomhed, 1910, S. 142—163.

[2]) G. Cuboni, Notizia sulle malattie delle piante coltivate in Boll. di Notiz. Agrar. Roma 1896, S. 487.

[3]) U. Brizi, Über die Fäulnis der Rebentriebe, durch Botrytis cinerea verursacht. Ztr.-Bl. f. Bakt. u. Par., 2. Abt., 1897, S. 141.

[4]) A. Osterwalder, Zeitschr. f. Pfl.-Kr. 1905, S. 321.

[5]) A. Prunet, Sur une maladie des rameaux du Figuier, Compt. rend. CXXXVI, 1903, S. 395.

[6]) Nixon & Curry, A disease of young apricot fruits. Pacific Rural Press. Bd. 80, 1910, S. 124.

[7]) Griffon u. Maublanc, Notes de la pathologie végétale. Bull. Soc. Mycol. France, Bd. 27, 1911, S. 47—67.

[8]) v. Tubeuf, Beiträge zur Kenntnis der Baumkrankheiten. Berlin, Springer 1888, u. Pfl.-Kr. durch kryptogame Paras. verurs. Berlin, Springer 1895, S. 283.

auf der Douglastanne beobachtete, vorläufig Botrytis Douglasii benannte Art nichts anderes als Botrytis cinerea ist, was dieser Autor ja schon selbst vermutet hatte. Überhaupt gilt es in allen den bisher zitierten Fällen des Vorkommens von Botrytis für erwiesen, daß es sich immer um ein und dieselbe Spezies (B. cinerea) handelt. Andere Namen, wie B. vulgaris, B. plebeja, B. cana, B. infestans, B. acinorum, sind daher mit der genannten Art identisch.

Indessen handelt es sich doch wohl in einzelnen Erkrankungsfällen zweifellos um andere Botrytisspezies, so die Botrytis parasitica der Tulpen, die sich auf eine einzige Wirtspflanze spezialisiert zu haben scheint, wenigstens konnten die Keimschläuche des Parasiten die Blätter der nahe verwandten Hyazinthen nicht infizieren[1]. Auf den Früchten von Orangen und Limonen hat U. Brizi[2] eine in ihren Symptomen von den gewöhnlichen Botrytiserkrankungen abweichende Krankheit auf Botrytis citricola, eine mit trichotom verzweigten Konidienträgern fruktifizierende Art, zurückgeführt. Auch die junge Päonienstengel sowie Convallaria befallende Botrytis, die zuerst in Holland[3], neuerdings aber auch in Deutschland des öfteren beobachtet wurde, muß als eine besondere Art, B. Paeoniae, angesprochen werden. Nach Patterson und Veihmeyer[4] hat diese Krankheit wirtschaftliche Bedeutung in Amerika erlangt. Schließlich soll noch Botrytis patula erwähnt sein, welche Stewart[5] neuerdings beschrieben hat. Daß auch Botrytisarten auf Insekten vorkommen und gelegentlich — wie B. bassiana und B. tenella — zur Bekämpfung und Abwehr von Kalamitäten in Anwendung gekommen sind, mag nur beiläufig angeführt werden.

Ein Rückblick auf die vorangeschickten literarischen Ausführungen zeigt also die bei den Botrytisarten ausgesprochene Multivorie. Besonders trifft dies zu für die als B. cinerea bezeichneten Mycelien. Zieht man nun die erheblich, mindestens fakultativ parasitischen Eigenschaften der Mehrheit dieser Mycelien in Betracht, so erkennt man, daß man es hier mit einem gefährlichen Erreger zu tun hat, gegen

---

[1]) Klebahn, Zeitschr. f. Pfl.-Kr. 1904. Vgl. Rizema-Bos, De Ziekten der Bolgewassen in't bijzonder der Tulpen. Weekblad voor Bloembollenkultur. 1910.

[2]) U. Brizi, Sulla Botrytis citricola n. sp. parassità degli agrumi. Rend. R. Acc. dei Lincei, Roma XII., 1903, S. 318.

[3]) Ritzema-Bos, Botrytis Paeoniae Oud.; die Ursache einer bis jetzt unbeschriebenen Krankheit der Paeonien sowie der Convallaria majalis. Zeitschr. f. Pfl.-Kr. VIII, 1898, S. 263.

[4]) Patterson u. Veihmeyer, Some fungus diseases of economic importance. Bulletin Nr. 171 des Bureau of Plant Industry, Washington 1910.

[5]) Stewart, J. F. C., Notes on New York plant diseases, Bull. Nr. 328 der Versuchsstation für den Staat New York. Geneva 1910, S. 305.

den Verwahrung mit allen Mitteln geboten erscheint, und dessen eingehendes Studium daher unbedingt erforderlich ist. Einen Beitrag dazu sollen die folgenden Ausführungen liefern.

Symptomatik.

a) Makroskopischer Befund.

Am bescheidensten scheint sich — nach den Literaturangaben — der Parasit bisher noch gegen Holzpflanzen, Bäume und Sträucher, verhalten zu haben, indem er hier nur selten und in den meisten dieser Fälle auch nur an den weicheren Teilen wie Blätter, Blüten und Früchten aufgetreten ist. Jedoch wurden schon einige Botrytiserkrankungen erwähnt, wo das Mycelium auch in die Achsenorgane übertrat, hier sogar in einem Falle[1]) das junge Holz in Angriff genommen haben soll. Ähnliche Botrytiskrankheiten der Achsenorgane sind die in diesem (1914) Frühjahr bis Sommer in dem Garten der Forstakademie Münden von mir beobachteten Fälle, die aber insofern noch etwas besonderes zu dem bisher bekannten Verhalten des Erregers hinzufügen können, als hier die Infektion nicht von den Blättern oder Blüten absteigend in die Zweige und Äste erfolgte, sondern die Achsenorgane offenbar selbst der Infektion unterlagen und der Erreger sich von den Infektionsherden aus in apikaler Richtung in der Wirtspflanze ausbreitete.

Ende Mai dieses Jahres (1914) fiel mir an einer strauchartig gewachsenen Aesculus parviflora Walt., die im Frühjahr sich vollkommen und kräftig belaubt, auch reiche Blüte angesetzt hatte, ein — fast bis zum Erdboden reichend — vollkommen dürrer Ast auf, an dessen Endverzweigungen die braunen verwelkten Blätter- und Blütenstände noch haftend herabhingen. In seinen anderen Teilen wies der Strauch keine weiteren Merkmale einer Erkrankung auf, vielmehr hatten die übrigen Äste und Zweige und deren Laub ein vollkommen gesundes kräftiges Aussehen. Ein Habitusbild der Pflanze, welches die geschilderten Verhältnisse klar erkennen läßt, ist auf Tafel X gegeben.

Beim näheren Untersuchen des toten Astes konnten auf den verwelkten Blättern und Blütenständen keine Wahrnehmungen eines eventuellen Erregers gemacht werden. Dagegen zeigten sich beim weiteren Durchmustern von oben nach unten in den Zweigen des Astes herabsteigend erst in den Verzweigungen dritter Ordnung vereinzelte und kleine, dann in den Zweigen erster Ordnung größere und schließlich am Hauptaste selbst in etwa anderthalb Meter Höhe

---

[1]) Salmon, The Sclerotinia (Botrytis) disease of the gooseberry or dieback. Journ. of the Board of Agriculture, London, Bd. 17, 1910, S. 1—9.

eine große Anzahl bis 1 cm langer, 3 mm breiter, büschelförmiger Rasen von Konidienträgern, die in einer Region von 10 cm etwa rings um den Ast zu finden waren. Ziemlich weit unterhalb dieser Stelle, zirka 40 cm vom Boden entfernt, war aus dem dort etwa 2 cm dicken Ast ein Adventivsproß hervorgebrochen. In der Nähe des Bodens wurde der Ast zwecks weiterer Untersuchungen abgeschnitten, die Wundstelle mit Erde und Rasen bedeckt.

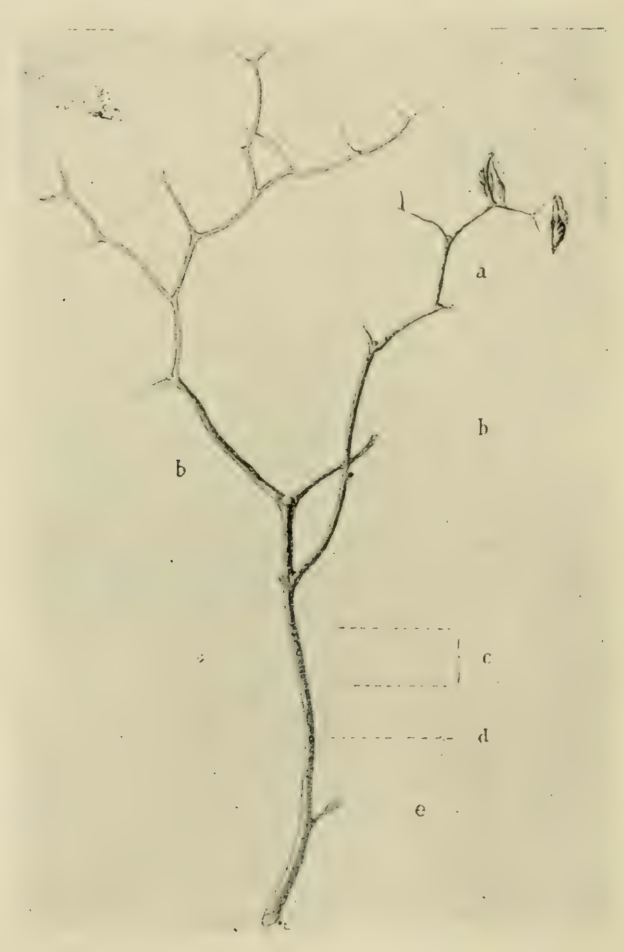


Fig. 1. Der abgestorbene Ast von Aesculus parviflora (zum Teil schematisch). a) Zweig dritter Ordnung mit geringer Konidienbildung; b) Zweig erster Ordnung mit reichlicherer Konidienbildung; c) Hauptast: c die Region üppigster Konidienbildung; d) Grenze der kranken an die gesunde Rinde; e) Adventivsproß.

In der Fig. 1 ist der abgestorbene Ast zum Teil schematisiert dargestellt. Bei a) treten die Konidienrasen nur vereinzelt und in winziger Größenausbildung zutage, bei b) finden sich schon größere

und zahlreichere Fruchtstellen und c) bezeichnet die Region zahlreicher bis 1 cm langer Konidienbüschel. An allen Teilen des Astes bis herunter zu der Stelle, die durch den Buchstaben d) gekennzeichnet ist, löst sich die geschwärzte, tote Rinde glatt und leicht vom Holzzylinder ab und zeigt beim Benetzen ein ziemlich hohes, fließpapierartiges Wasseraufsaugevermögen[1]). Außerdem läßt sich die abgelöste Rinde nochmals mit großer Leichtigkeit in zwei Schichten, eine dünnere Innen- und dickere Außenschicht spalten, dabei haben die beiden Spaltflächen eine rauhe Beschaffenheit. Von d) ab nach unten — also nicht weit unterhalb der Konidienregion c — zeigt dann die Rinde, wie durch Anschneiden festgestellt wurde, zunehmend wieder gesunde Beschaffenheit und grüne Farbe, die angeführten Kennzeichen der Zersetzung finden sich nicht mehr vor. So wird es auch verständlich, daß bei e) der Adventivsproß auftritt.

b) Mikroskopischer Befund.

Die mikroskopische Prüfung der Fruchtstellen auf der Rinde zeigte nun die monopodial und reich verzweigten Konidienträger von Botrytis, die auf ziemlich schlanken graubraunen Stielhyphen die cymösen Köpfchen mit den zahlreichen hyalinen, bis zu $10 \times 7,5\ \mu$ großen, leicht abfallenden Konidiensporen trugen. Die schlanke Beschaffenheit des Trägers ließ mir zunächst Zweifel über die Zugehörigkeit zur gewöhnlichen Botrytis cinerea entstehen, doch stimmen die sonstigen dimensionalen, vor allem auch die kulturellen Merkmale so vollkommen mit den entsprechenden bei cinerea überein, daß ich wohl nicht fehl gehe, die an Aesculus parviflora beobachteten Konidienträger als die der gewöhnlichen Botrytis cinerea anzusprechen. (Genaueres Augenmerk wird indessen bei der ferneren Kultur des Pilzes auf die Tatsächlichkeit der Identität noch gerichtet bleiben.)

Von verschieden alten bis zu den ältesten und jüngsten Stellen des Astes wurden nun Rindenproben entnommen und einer mikroskopischen Prüfung auf vorhandene Mycelien unterworfen, auch das angrenzende Holz wurde verschiedentlich mit berücksichtigt. Es wurde so verfahren, daß die beiden Schichten der Rinde, die sich in der oben gekennzeichneten Weise leicht voneinander trennen ließen, gesondert untersucht wurden, indem von jeder Schicht dünne Schnitte hergestellt wurden. Dabei zeigte sich die nach außen von der Spaltebene gelegene Rindenschicht frei von Mycelien, nur an der nach innen gewendeten, rauhen Spaltfläche selbst konnten regelmäßig

---

[1]) Nach R. Falck, Hausschwammforschungen, Heft III, ist das Wasseraufnahmevermögen ein Kennzeichen und Maßstab fortgeschrittener Zersetzung. (G. Fischers Verlag, Jena.)

Hyphen festgestellt werden. Die innere Rindenschicht dagegen war in allen Teilen mehr oder weniger von Mycel durchwuchert, und zwar wieder am meisten in und dicht unter der Spaltfläche, sodaß die letztere selbst als der Hauptsitz der Mycelwucherungen anzusprechen ist, in welcher der Pilz in der Rinde fortgewachsen und von welcher aus er wohl in die Tiefe, nicht aber wesentlich nach der Oberfläche gedrungen ist. Auch an der Grenze zwischen Rinde und Holz konnten Mycelfäden nachgewiesen werden, in das letztere selbst waren sie jedoch nicht eingedrungen. Dieser gleiche Befund zeigte sich überall an dem Aste, wo auch die Proben entnommen wurden, jedoch war in quantitativer Hinsicht ein deutlicher Unterschied zwischen den verschiedenen Teilen des Astes zu verzeichnen. Es fiel bei der Untersuchung gegenüber den jüngeren Verzweigungen ein besonderer Hyphenreichtum in den älteren Rindenteilen, ganz besonders in der Region der Konidienträger (Fig. 1 c) auf, sodaß es den Anschein erweckte, daß die Mycelbildungen nach oben fortschreitend an Dichte abnahmen. Wie an der Fig. 1 erläutert wurde, beginnt unweit unterhalb der Konidienregion die Rinde gesund und grün auszusehen, es war dementsprechend nur noch in einer eng begrenzten Zone von c) aus nach abwärts Pilzmycel nachweisbar.

Ätiologie.

a) Kulturelle Untersuchungen.

Es mußte nun zunächst darauf ankommen, die Frage zu entscheiden, ob die beobachteten Botrytiskonidienträger mit diesen unterrindig wuchernden Mycelien identisch sind, ob überhaupt die Botrytiserkrankung die tatsächliche Todesursache des Astes ist, oder ob der Pilz sich erst nachträglich auf dem bereits durch andere Erreger abgetöteten Organ als Saprophyt eingefunden hatte. Zunächst brachte schon das zwecks mikroskopischer Prüfung der Konidienträger abgelöste und in der feuchten Kammer aufbewahrte Rindenstückchen das Botrytismycel als den wirklichen Erreger in Verdacht. Denn bereits nach 24 Stunden etwa waren außer dem schon im Freien auf dem Rindenteilchen gewachsenen Konidienbüschel an den Schnitträndern der Rinde zahlreiche junge Konidienträger desselben Typus hervorgewachsen. Dieselbe Erscheinung trat auch ein, als jetzt ein weiteres Stückchen der myceldurchwachsenen Rinde, das jedoch mit keiner Botrytisfruchtstelle besetzt war, unter die feuchte Glocke gebracht wurde. Des weiteren wurden auf Kulturschalen mit 5% Würzegelatine Rindenpartikelchen, die aus den verschiedenen Teilen des Astes entnommen waren, ausgelegt. In kurzer Zeit hatten sich aus fast allen von ihnen lockere Mycelrasen entwickelt, die die gleichen

Konidienträger und Sporen erzeugten, wie sie im Freien auf der Rinde beobachtet wurden. Sonach gewinnt wohl der vermutete Zusammenhang der Botrytisfruktifikation mit den in der Rinde wuchernden Mycelien sehr an Wahrscheinlichkeit. Eine Kultur zeigte jedoch eine Abweichung. An einer bei der Untersuchung der Rinde entblößten Stelle des Astes, der im Zimmer aufbewahrt wurde, hatten sich an den Schnitträndern der Rinde Mycelien von auffallend weißer Farbe eingefunden, und es erweckte den Anschein, als seien sie aus der Rinde selbst hervorgewachsen. Das schon beschriebene Ausstrahlen der Hyphen aus den anderen Rindenteilchen unter der feuchten Glocke sowohl wie in den Kulturschalen, geschah dagegen mit der für die Botrytismycelien charakteristischen schmutzig-weißen bis grauen Farbe. Zur näheren Untersuchung wurde jene Rindenpartie mit dem weißen Mycelium auf eine Gelatineplatte übertragen. Jetzt entwickelte sich das weiße Mycelium als ebenso gefärbter Filz aus dicht verflochtenen dünnen Hyphen mit relativ geringer Wachstumsgeschwindigkeit weiter, während gleichzeitig aus anderen Stellen desselben Rindenstückes — aus den frischen Schnitträndern — wieder die lockeren Mycelien mit reichlichen Konidienträgern sich entwickelten. Nach zirka 20 Tagen hatte das dicht verfilzte weiße Mycelium eine große Anzahl kleiner, erst weißer, später schwarz werdender Erhebungen von 1—2 mm Durchmesser gebildet. Auch am Rande der Kulturschale traten schwärzliche, z. T. langgestreckte Stellen in dem Filz auf, die sich nach einiger Zeit teilweise ebenfalls zu Erhebungen ausdifferenzierten. Es könnte sich hier allerdings um eine Zufälligkeit (eine nachträgliche Infektion der Rinde) handeln; doch möchte ich diesen Fall deshalb erwähnen, weil A. Osterwalder[1]) ein im Aussehen von Botrytis gänzlich verschiedenes, nur Sklerotien bildendes Mycel aus den Forsythiazweigen isoliert hat und die Botrytis nur als sekundären Saprophyten anspricht. Bei mikroskopischer Prüfung des besagten Mycelfilzes fand ich übrigens ein regelloses Gewirr zahlloser sehr dünner, abnorm aussehender, sowie weniger normal dicker, aber vollkommen vakuolisierter Hyphen vor. Die Fäden waren dabei so fest verfilzt, daß die sonst weiche Gelatineschicht einen gewissen Grad von Sprödigkeit erreicht hatte. Im ganzen erweckte dies m. E. den Eindruck eines beeinträchtigten, unter normalen Verhältnissen anders wachsenden Myceliums. Ob es sich vielleicht um Einflüsse der Luft des Aufbewahrungsraumes handelt, die eine Hemmung des ursprünglich normal ausgestrahlten Mycels herbeigeführt haben könnten, möchte ich um so mehr dahingestellt sein lassen, als diese Erscheinung nur in einem einzelnen Falle konstatiert werden konnte. Übrigens stimmen

---

[1]) A. Osterwalder, Zeitschr. f. Pfl.-Kr. 1905, Bd. 15, S. 323.

die beschriebenen Ausdifferenzierungen jenes abweichenden Myceliums, ganz besonders die am Rande auftretenden Bildungen, vollkommen mit den entsprechenden Vorgängen der normalen, aus den Rindenteilen hergeleiteten Botrytiskulturen überein. An einigen von diesen traten nach längerem Stehen und vorhergegangener reichlicher Konidienbildung — die Schalen wurden sämtlich im dunklen Raume bei Zimmertemperatur aufbewahrt — sowohl am Rande an der Grenze zwischen Glas- und Gelatinefläche, als auch inmitten der letzteren bis 1 cm langgestreckte, 3—4 mm breite flach gewölbte schwarze Körperchen mit unebener Oberfläche hervor. Diese Gebilde hatten die besonders hervorstechende Eigentümlichkeit, daß ihre Oberflächen sich mit Leichtigkeit wie etwa die elastische Wand eines hohlen Gummiballes mit der Nadel eindrücken ließen. Die Ansicht von der Unterseite der Kulturschalen ließ denn auch tatsächlich diese Differenzierungen als hohle, halbkugelartige bis langgestreckte Wülste erkennen. Es ist übrigens bezeichnend, daß am Rande der Kultur zunächst ganze Scharen kleiner punktförmiger schwarzer Gebilde auftraten, die in ihrer längs der Substratgrenze gerichteten Anordnung mit dem Alter immer dichter wurden, bis schließlich ganz dieselben hohlen, im Querschnitt hier aber quadrantförmigen Wülste entstanden. Näher soll erst weiter unten auf diese in der Literatur als Sklerotien bezeichneten Erscheinungsformen des Botrytismyceliums eingegangen werden. An der erkrankten Pflanze selbst wurden ähnliche Bildungen nicht beobachtet.

Um nun zur Reinkultur des Pilzes zu gelangen, wurden sorgfältig ausgewählte, möglichst dünnwandige Petrischalen mit einer dünnen Schicht Würzegelatine (10% Gel. + 5% BW.) beschickt, sodaß eine mikroskopische Beobachtung der Kultur noch bei 220facher Vergrößerung ermöglicht war. Mit steriler Nadel wurde sodann ein ganzer Konidienrasen von etwa 3 mm Durchmesser mit den Sporenköpfchen nach unten über die Mitte der Substratfläche gehalten und durch leises Klopfen auf den Stiel der Nadel eine reichliche und reine Konidienaussaat erzielt[1]. Nach 24 Stunden konnte bereits das vollzählige Auskeimen der Sporen[2] konstatiert werden. Nach weiteren 24 Stunden hatte sich schon ein lockerer Mycelrasen entwickelt, der mit relativ großer Wachstumsgeschwindigkeit sich weiter ausbreitete

---

[1] Dies wird deshalb ausführlich beschrieben, weil neuerdings, wenigstens bei der Kultur anderer pilzlicher Organismen, gegen das direkte Übertragen der Sporen mittels steriler Nadel Bedenken geäußert werden. (!)

[2] Duggar, B. M., Physiological studies with reference to the germination of certain fungus spores, Botanical Gaz. 1901, 31, S. 44, beobachtete sowohl im Wasser wie in sämtlichen von ihm geprüften Nährlösungen bei Botrytis vulgaris einen Keimprozentsatz von 100 Prozent.

und in wenigen Tagen die ganze Substratfläche gewonnen hatte. Schon vorher trat von innen nach außen fortschreitend reichliche Konidienbildung ein. Es entstanden dieselben bereits charakterisierten Träger und Konidien. In der Mitte aber blieb dauernd eine sterile Mycelzone von etwa 1 cm im Umkreis erhalten, die sich bei alten Kulturen scharf gegen die grauen Konidienmassen abhob.

Durch Übertragung von Mycelteilen aus den beschriebenen Kulturen auf neue Platten konnte nun stets die Beobachtung gemacht werden, daß die aus bereits fruktifizierenden Mycelteilen hergeleiteten Kulturen zwar auch zunächst steriles Mycel ausstrahlten, aber daß sich hier neue Konidienbildung viel früher zeigte, als in den aus den Sporen herangezogenen Kulturen. Zuletzt war hier die Substratfläche gänzlich mit Konidienrasen bedeckt, eine freie sterile Zone zeigte sich nicht. Dieses unterschiedliche Verhalten der verschieden entstandenen Kulturen kann wohl — in Übereinstimmung mit den Beobachtungen bei Basidiomyceten — darin seine Erklärung finden, daß die bereits aus fruktifizierendem Mycel entstandenen Kulturen früher fruchtreif werden, als die aus den Sporen gezüchteten. Das erstmalige Ausstrahlen sterilen Mycels bei den ersteren kann wohl als Hemmungserscheinung infolge des beim Abtrennen eintretenden Wundreizes angesprochen werden. Genauere Messungen der Wachstumsgeschwindigkeit des Botrytismyceliums, ebenso Ermittlungen von Temperaturwerten haben bisher noch nicht stattfinden können[1]), sind aber für spätere Arbeit und mit Material möglichst verschiedener Herkunft in Aussicht genommen. Es soll auf diesem Wege der Versuch gemacht werden, in analoger Weise, wie dies neuerdings bei den holzzerstörenden Mycelien geschehen ist[2]), physiologische Charaktere der einzelnen Botrytismycelien zu ermitteln, die sich vielleicht als bestimmt genug erweisen werden, um auf diesem Wege eine Unterscheidung verschiedener Spezies zu ermöglichen, die an der Hand der morphologischen und dimensionalen Merkmale der Konidienträger offenbar auf große Schwierigkeiten stößt. In der Literatur tritt dies deutlich zutage, besonders gelegentlich der Vermutungen über die Zugehörigkeit der Botrytisformen zu Sklerotiniaarten.

b) Künstliche Infektion.

Um nun endgültig sicherzustellen, daß das aus dem abgestorbenen Aste isolierte und in Reinkultur übergeführte Botrytismycelium der tatsächliche Erreger der vorliegenden Krankheitserscheinung bei Aesculus

---

[1]) Mangels der erforderlichen Apparatur.

[2]) Hefte der amtlichen Hausschwammforschungen. Herausgegeben von A. Möller, erschienen bei Fischer-Jena.

parviflora Walt. ist, wurden an einem vollkommen gesunden Aste des Strauches Infektionsversuche vorgenommen. Bevor ich jedoch zur näheren Beschreibung derselben übergehe, seien mir wenige allgemeine Ausführungen über die künstliche Infektion überhaupt gestattet.

Um den gewaltigen Vorteil, den die Natur zur Erzielung von Krankheitsausbrüchen vermöge der unermeßlichen Zahl der von ihr herbeigeführten Infektionsfälle vor uns voraus hat, annähernd auszugleichen, sind wir bei der Ausführung künstlicher Infektionen darauf angewiesen, dem Parasiten möglichst die optimalen Bedingungen zu schaffen, welches Aufgabe der Infektionstechnik ist. Dabei ist es nun aber eine schwerwiegende Frage, ob die angewendete Infektionsvorrichtung nicht schon an sich das Resultat des Versuches beeinflussen und zu Schlußfolgerungen ungeeignet machen kann. Das Überstülpen von Glasglocken über die infizierten Versuchspflänzchen, das den Zweck hat, andere Erreger fernzuhalten, vor allem aber dem Parasiten die zum Infizieren der Pflanze erforderlichen Feuchtigkeitsverhältnisse für eine genügend lange Zeitdauer zu schaffen, dürfte nicht ohne nachteiligen Einfluß auf die Versuchspflanze sein, auch wenn die Glocke nur eine verhältnismäßig kurze Zeit in Anwendung kommt. Denn gerade in der Zeit, in welcher dem Parasiten die günstigsten Bedingungen geboten werden, werden durch Sistierung der Transpiration — unter gleichzeitiger Beeinträchtigung der Atmung — der Pflanze die Existenzbedingungen verschlechtert. Ähnlich dürfte es sich bei der von v. Tubeuf[1]) in seinem Handbuch empfohlenen Umhüllung des zu infizierenden Zweiges eines Versuchsbaumes mit einer Pergamentpapierblase verhalten. Es sind hier also störende, die Pflanze möglicherweise für die Infektion disponierende Einflüsse vorhanden, wie sie wohl in der freien Natur kaum verkommen dürften, höchstens in kleinen, ungenügend gelüfteten Gewächshäusern[2]). Die bei künstlicher Mycelinfektion der Rinde zum Schutze gegen Verdunstung zuweilen angewendeten Umbindungen mit Guttapercha oder Pergamentpapier, ebenso die Baumwachsanstriche, dürften schon eher zweckentsprechend sein, doch müssen auch wohl hier dem dichten, hermetischen Abschluß der Infektionsstelle gegen die Außenluft Bedenken entgegenstehen. Es muß demnach die Infektionstechnik in erster Linie bestrebt sein, solche Verhältnisse zu schaffen, die dem Parasiten am günstigsten, der Pflanze aber in keiner Weise nachteilig sind; jedenfalls nicht nachteiliger, als es die entsprechenden Zustände

---

[1]) v. Tubeuf, Pflanzenkrankheiten durch kryptogame Parasiten verursacht. Berlin, Springer 1895, S. 70.

[2]) Erfahrungsgemäß treten die Botrytis-Krankheiten in den Gewächshäusern mit Vorliebe auf.

in der freien Natur sind. Dieser Anforderung glaube ich nun mit der von mir angewendeten Einrichtung, die weiter unten beschrieben wird, entsprochen zu haben.

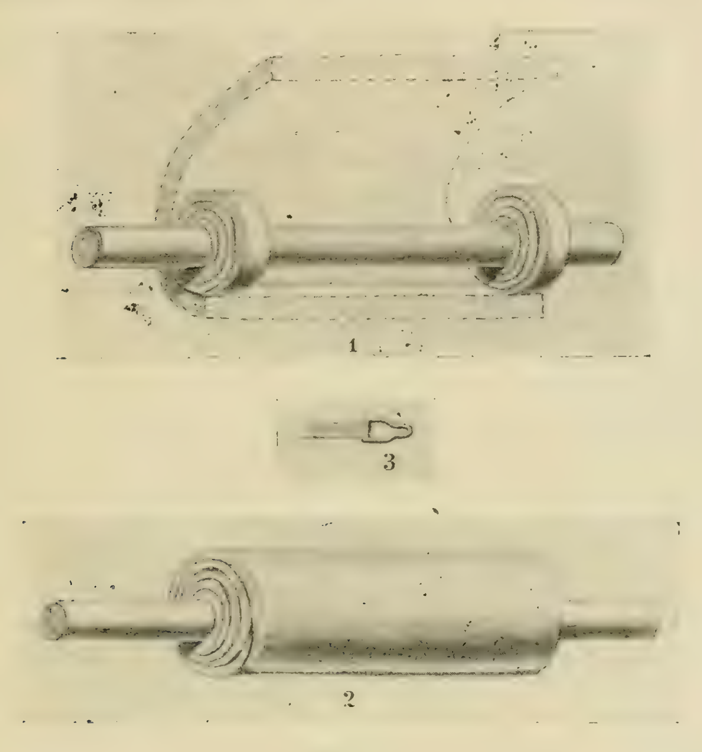


Fig. 2.
1: geöffnete Infektionskammer.
2: Infektionskammer geschlossen.
3: Verschlußende des Gummistoffbandes.
(Näheres siehe Text S. 360.)

In dem hier zugrunde liegenden Krankheitsfalle muß dem Untersuchungsbefund zufolge[1]) eine Infektion der Achsenteile des Strauches stattgefunden haben. Die günstigen Bedingungen hierfür waren in diesem Frühjahr und zeitigen Sommer (1914) auch wohl in ausreichendem Maße vorhanden. Nachdem ein zeitiges warmes Frühlingswetter das Laubwerk zur schnellen vollkommenen Entfaltung gebracht hatte, setzte eine langanhaltende regenreiche und relativ warme Periode ein. Gerade die Achsenorgane des Strauches werden sich weit mehr als die Blätter dauernd in einer mehr oder weniger gleichmäßig feuchtbleibenden Atmosphäre befunden haben, da ja das dichte Laubwerk bis zu gewissem Grade einen abgeschlossenen windstillen Innenraum

[1]) und wie noch im weiteren Verlaufe der Abhandlung erhärtet werden wird.

bildet, der die Achsenorgane umschließt und gegenüber der Außenluft wohl um ein Beträchtliches feuchter sein dürfte. Dahingehende hygrometrische Messungen wurden nicht vorgenommen, ein positiver Ausfall derselben braucht aber wohl nicht in Zweifel gezogen zu werden. Die günstigen Feuchtigkeitsbedingungen für den Erreger sind somit vorhanden gewesen; Risse in der Rinde mögen dem Parasiten Eintritt gewährt haben.

Diesen Überlegungen entsprechend mußte bei den Infektionsversuchen angestrebt werden, den zu infizierenden Achsenabschnitt einer nach Möglichkeit gleichmäßig feuchten Atmosphäre auszusetzen, ohne die Blattorgane des betreffenden Zweiges selbst dadurch zu beeinflussen. Die Anwendung einer überzustülpenden Glasglocke oder dergleichen mußte daher von vornherein ausgeschlossen sein. Ich konstruierte mir selbst eine einfache, aber zweckmäßige Vorrichtung, die sich bei den angestellten Versuchen sehr gut bewährte. In der aus der Fig. 2[1] ersichtlichen Weise werden zu beiden Seiten der zur Infektion vorgesehenen Zweig- resp. Aststrecke zwei aus zunächst streifenartig zusammengefaltetem, dann spiralig aufgerolltem Fließpapier bestehende Polster von etwa 1 cm Breite und 1 cm Höhe angebracht, mittels dünner Schnur befestigt und dann vollkommen mit Wasser durchfeuchtet. Nachdem die Infektion vorgenommen ist, wird eine durch öfteres Zusammenfalten hergestellte etwa ½ cm dicke Fließpapierlage, die ebenfalls mit Wasser gesättigt ist, als Zylindermantel um die beiden Polster gelegt, sodaß nunmehr die infizierte Zweigstelle rings von einem feuchtigkeitsgesättigten Raume umgeben ist, der überall ungefähr die gleiche lichte Höhe von 1 cm hat. (Fig. 2[2].) In den Versuchen wurde der Mantel festgehalten durch zwei an den Enden genau über den Polstern angebrachte Schnüre, die dann aber — wegen der umständlichen Handhabung beim Kontrollieren — durch eine einfache Schnur in der Mitte des Mantels ersetzt wurde. Empfehlenswert und praktischer dürfte es indessen sein, statt der beiderseitigen Schnüre zwei nicht zu straff ansitzende Gummistoffbänder mit leicht zu öffnendem Verschluß anzubringen, wie dies Fig. 2[3] zeigt. Die fertige Einrichtung möchte ich als „Infektionskammer" bezeichnen. Um eine dauernd feuchte Atmosphäre im Innern der Kammer zu erzielen, braucht diese in regelmäßigen Zeiträumen nur von außen her angesprüht zu werden. Doch dürfte bei nicht zu trockener Witterung das einmalige gute Durchnässen der Polster sowie des Mantels genügen, um dem aufgeimpften Parasiten hinreichend lange die günstigsten Infektionsbedingungen zu bieten. Daß die Luftzirkulation in das Innere der Infektionskammer nicht wesentlich unterbunden ist, geht aus der Konstruktion derselben schon hervor. Der Luftaustausch nimmt auch mit der Abnahme der

Feuchtigkeit zu, da besonders die Polster dann etwas von ihren Dimensionen einbüßen. Die Innenfeuchtigkeit wird dabei nicht nennenswert herabgemindert; wenigstens nach fünf Tagen waren in der nicht wieder angesprühten Kammer die Innenflächen noch deutlich feucht.

1. Künstliche Infektion an Aesculus parviflora.

In dem hier zu betrachtenden Falle wurde am 18. Juni an einem vollkommen gesunden Zweige von Aesculus parviflora — und zwar an einem 7—8 mm dicken vorjährigen Triebe — ein schmaler Streifen der Rinde entfernt und auf das eine Ende der rindenfreien Stelle ein gleichschmales leistenförmiges, aber kürzeres — sodaß eine kleine Strecke weit das Holz frei lag — Mycelstück aus einer fruchtenden Reinkultur des Erregers aufgeimpft. Dann wurde die Infektionskammer geschlossen und in den trockenen warmen Tagen täglich zweimal, mittags und abends, reichlich bis zur Durchfeuchtung angesprüht. Zu gleicher Zeit wurde ein Kontrollversuch an einem anderen, ebenfalls gesunden Zweige des Strauches vorgenommen, indem hier ein gleichgroßes oder sogar noch etwas größeres Rindenstück entfernt und die nicht infizierte Stelle in gleicher Weise mit einer Infektionskammer umgeben wurde.

Es soll schon jetzt mitgeteilt werden, daß sich an diesem Zweige — dem nichtinfizierten — keinerlei Störungen im Gesundheitszustande gezeigt haben. Dadurch ist bewiesen, daß die nichtinfizierte Wunde an sich keine merklich nachteiligen Folgen hat.

Beim Kontrollieren des Infektionsversuches am 19. Juni — nach 24 Stunden — zeigten sich an dem Infektionsrasen, der während des Impfens am 18. Juni zusammengefallen war, alle Konidienträger aufrecht und turgeszent. Das Mycelium hatte sich bereits vollkommen erholt. Nach 48 Stunden konnten schon vereinzelt neuentstandene Konidienträger an den Rändern der Infektionswunde konstatiert werden.

Nun ging die Pilzentwicklung in der Infektionskammer auffallend rasch vor sich. Die Fig. 2 der Tafel XI zeigt den infizierten Zweig mit geöffneter Kammer nach zirka 4 Tagen. Nach 7 Tagen, am 25. Juni, hatte die Krankheit so weit um sich gegriffen, daß ein großer Teil der Rinde von einem dichten Rasen von Konidienträgern bedeckt war; auch auf dem bloßliegenden Holzteil der Wunde waren vereinzelte Träger entstanden, doch wurde eigentlich diese Stelle mehr oder weniger vollständig ausgespart, was schon darauf hindeutet, daß lediglich die Rinde der Zerstörung durch das Botrytismycelium verfällt. Schließlich zeigte sich später die Zweigstelle in der in Fig. 3 der Tafel XI dargestellten Weise ringsum von einem pelzartigen, dichten Konidienrasen umwuchert.

An den Blättern des infizierten Zweiges selbst war jedoch bis

zum 3. Juli nichts Auffälliges bemerkt worden; vorher war auch die Pilzwucherung noch nicht vollkommen rings um den Zweig geschlossen. An dem genannten Tage aber zeigte das oberhalb der Infektionsstelle sitzende Laub simultan in allen Teilen anfangendes Schlaffwerden und Verbleichen.

Das völlige Absterben und Vertrocknen der Blätter ließ nun nicht lange auf sich warten. Am 10. Juli ist die in Fig. 1 der Tafel XI wiedergegebene Aufnahme angefertigt worden. Es zeigt sich derselbe Anblick, den auch der natürlich abgestorbene Ast auf Tafel X darbietet. Der künstlich infizierte und getötete Zweig wurde nun zunächst noch eine Zeitlang am Strauche belassen, um eventuell noch weitere Symptome feststellen zu können.

Am 12. Juli schon waren nicht weit unterhalb der Infektionsstelle in verschiedener Höhe zwei Adventivsprosse hervorgebrochen, zu denen sich später noch ein dritter hinzugesellte. Am 20. Juli hatte sich der älteste Adventivsproß zu den in Fig. 3 der Tafel XI photographierten Dimensionen entwickelt. Diese letztere Abbildung zeigt zudem noch etwas Weiteres:

Die Mycelentwicklung war in der Infektionskammer von der unmittelbaren Nachbarschaft des rechten Polsters ausgegangen — Impfstelle —; ein Vergleich der Figuren 2 u. 3 der Tafel XI führt schon die nach dem linken Kammerpolster gerichtete, d. i. aber apikale Ausbreitung des Pilzes deutlich vor Augen. In der Fig. 3 Tafel XI ist nun auch unmittelbar außerhalb des linken Polsters und ebenso in etwa 2 cm Entfernung von demselben der Durchbruch von Konidienrasen durch die Rinde zu erkennen. Dies spricht weiterhin dafür, daß sich der Erreger in der Rinde in apikaler Richtung von der Infektionsstelle her ausgebreitet hatte. Daß er, nachdem er eine Strecke weit unterrindig gewuchert hat, wieder mit Konidienbildung an die Oberfläche hervorbricht, macht auch einen ontogenetischen Zusammenhang der einzelnen voneinander getrennten und in zentrifugaler Richtung an Größe und Zahl abnehmenden Konidienfruchtstellen des natürlich abgestorbenen Astes (Fig. 1) wahrscheinlich. Im Einklang damit würde auch der bereits mitgeteilte Befund nach oben zu (zentrifugal) an Dichte abnehmender Mycelentwicklung in der Rinde stehen.

Ende Juli wurde nun der künstlich infizierte und abgetötete Zweig zwecks näherer Untersuchung vom Strauche abgeschnitten und die Wunde durch Kanadabalsam geschlossen. Die zum Teil abgetötete geschwärzte Rinde löste sich leicht vom Holz, spaltete mit großer Leichtigkeit in zwei Schichten, und in der Spaltebene wucherte die Hauptmasse des Mycels. Dabei war es besonders interessant, daß die Rinde von der Impfstelle aus gerechnet bis zu 22 cm in apikaler Richtung, aber nur bis zu 2 cm in zentripetaler Richtung geschwärzt

und von Mycelien durchwuchert war. Auch das Holz zeigte in den mehr oberflächlichen Schichten eine deutliche dunkle Verfärbung, und zwar derart, daß dasselbe noch eine Strecke weiter in apikaler Richtung verfärbt war als die darüberliegende Rinde. In das Holz selbst waren jedoch Mycelien nicht nachweislich eingedrungen.

Dieser Befund an dem künstlich infizierten Zweige steht nun in vollkommenem Einklang mit den an dem natürlich abgestorbenen Aste gemachten Beobachtungen, die Seite 353 an der Hand der Fig. 1 dargelegt wurden. Somit ist Botrytis cinerea als der tatsächliche Erreger der vorliegenden Krankheit erkannt, und es bestätigen auch die bei dem Infektionsversuch gesammelten Erfahrungen völlig die bereits aus dem Untersuchungsbefund des natürlich abgestorbenen Astes vermutete Erklärung des Krankeitsverlaufes:

Unter dem Einfluß günstiger Feuchtigkeitsbedingungen, die im Frühjahr 1914 geherrscht haben, ist in der Region, die später die reichlichste Konidienbildung aufwies (Fig. 1 c), der Ast infiziert worden. Von hier aus hat sich der Parasit schnell und weit nach oben — apikal — (Fig. 1 bis a), aber nur wenig weit (Fig. 1 bis d) nach unten in der Rinde — und zwar in den untersten Schichten derselben — ausgebreitet und den Ast zum Absterben gebracht, nachdem er ihn vollständig umklammert und dadurch den Strom der wandernden Assimilate unterbunden hatte. Es ist auch möglich, daß in der gleichen Weise mehrere Infektionsherde Ausgangspunkte der konstatierten Mycelwucherungen gewesen sind. Daß gerade in der gekennzeichneten Region (Fig. 1 c), etwa 1,50 m vom Erdboden entfernt, die Infektion stattgefunden hat, gewinnt — abgesehen von der reichlichsten Konidienbildung an dieser Stelle — auch dadurch an Wahrscheinlichkeit, daß hier die Rinde bereits zahlreiche Risse aufzuweisen hat, die dem Parasiten als willkommene Eingangspforten zur Wirtspflanze gedient haben mögen. An den jungen und jüngsten Verzweigungen aber ist die Rinde meist glatt und geschlossen[1]). Daß weder an den Blattstielen noch an den Blättern des kranken Astes irgend eine pilzliche Erscheinung wahrzunehmen war, wurde bereits gesagt. Daß dort die Infektion stattgefunden hat und der Erreger — wie dies in andern Fällen von vielen Autoren, z. B. auch von Osterwalder in seiner bereits zitierten Arbeit über die Sklerotienkrankheit der Forsythien, angenommen wird — von hier aus absteigend die Zweige und Äste angegriffen hat, ist mithin nicht wohl anzunehmen.

---

[1]) Nach Klebahn, Grundzüge der allgemeinen Phytopathologie, 1912, S. 62, „scheinen unverletzte Korkschichten im allgemeinen für parasitische Pilze undurchdringlich zu sein und die damit bedeckten Pflanzenteile gegen Infektion zu schützen."

Nun läßt sich aber auch die Wanderung des Myceliums in vorwiegend apikaler Richtung in der Rinde sehr wohl vorstellen und m. E. sogar besser motivieren, als sich ein absteigendes Einwandern des Parasiten aus den Terminalorganen (Blätter, Blüten) in die Achsenorgane erklären ließe:

In der Rinde, besonders in den Siebröhren, wandert, von den Blättern ausgehend, ein abwärts gerichteter Strom flüssiger Assimilate. Ein Mycelium wird, wenn es an der Stelle seiner Entstehung (Infektionsherd) den Ast umklammert hat, die weitere Wanderung der gelösten Assimilate über den Infektionsgürtel hinweg in die unterhalb liegenden Achsenpartien absperren; die Folge davon wird sein, daß alle unterhalb der Infektionsstelle befindlichen Assimilate sich als feste Reservestoffe absetzen, da ja ein weiterer Nachschub flüssiger Assimilate nicht erfolgen kann. Bereits in Lösung befindliche Nährstoffe aber, die noch immer oberhalb der Infektions- resp. Umklammerungsstelle wandern, wird das Mycel leichter angreifen können als feste. Es wird daher vornehmlich nach oben — also in apikaler Richtung — wachsen, wo es die Nahrung in der am leichtesten aufnehmbaren Form vorfindet, also den abwärts wandernden Assimilaten entgegen. Von der Ernährungsintensität resp. der Wachstumsgeschwindigkeit, die ja eine Funktion der ersteren ist, wird es dabei abhängen, ob der oberhalb der Infektionsstelle befindliche Pflanzenteil lediglich an Säftestauung oder an Auszehrung zugrunde geht. Die Entwicklung der Adventivsprosse unterhalb der Mycelumklammerung wird dann unter Mobilisierung der bereits abgelagerten Reserveassimilate vor sich gehen.

Das Verhalten des Erregers stellt sich uns auf Grund der beim Infektionsversuch gesammelten Erfahrungen, sowie schon wegen des Befundes am natürlich abgestorbenen Aste, zunächst nur als Wundparasitismus dar. Es wurden auch Versuche vorbereitet, welche die Virulenz des Pilzes zum Gegenstand hatten. Leider aber wurden diese wie überhaupt die Arbeit durch den Kriegsausbruch jäh unterunterbrochen, sodaß keine schlußreifen Versuchsergebnisse, geschweige denn ein Urteil über die Virulenz von Botrytis cinerea erzielt werden konnten. Immerhin zeitigten einige Experimente erwähnenswerte Erscheinungen:

Es wurden an ziemlich jungen und dünnen Verzweigungen von Aesculus parviflora, die zuvor mit atqua destillata abgewaschen worden waren, Sporen von Botrytis cinerea ausgesät, die an der noch feuchten Rinde in großer Anzahl haften blieben. Dann wurden diese Stellen sofort in gleicher Weise wie oben mit je einer Infektionskammer umgeben und die letzteren besonders sorgfältig und mehrmals am Tage angesprüht, sodaß die betreffenden Zweigstellen dauernd in einer

ziemlich feuchten Atmosphäre sich befanden. Nach 5 bis 6 Tagen hatten sich hier — allerdings nur ganz vereinzelt — auf der völlig geschlossenen Rinde einige Konidienträger entwickelt. Die erwartete Entwicklung eines Konidienrasens oder unterrindig wuchernden Myceliums stellte sich jedoch nicht ein, trotzdem die Versuche noch Wochen lang weiter durchgeführt wurden. Ob nicht vielleicht doch ein parasitäres Eindringen der Keimschläuche stattgefunden hat, oder ob die spärlichen, oberflächlich auf der Rinde vorhandenen Nährstoffe unter dem begünstigenden Einfluß der Infektionskammer ausgereicht haben mögen, um eine äußerst spärliche Mycel- und Konidienentwicklung oberflächlich aufkommen zu lassen, konnte, wie schon gesagt, noch nicht entschieden werden. Immerhin spricht das Resultat wohl für die Zweckmäßigkeit der angewendeten Infektionstechnik.

2. Künstliche Infektion an Aesculus Hippocastanum.

Bessere Ergebnisse als die letztgenannten Versuche brachte die künstliche Infektion an einigen etwa zentimerdicken Zweigstellen von Aesculus Hippocastanum. Auch hier wurden künstlich erzeugte Wundstellen in der Rinde mit Mycel geimpft und die Impfstellen mit Infektionskammern umschlossen. Die Infektion ging hier ebenfalls — wenn auch nicht so schnell wie bei Aesculus parviflora —, doch ziemlich kräftig vonstatten. Solange die Versuche fortgesetzt werden konnten, kam es jedoch nicht zu einer Umklammerung der Zweigstelle durch den Parasiten, infolgedessen auch nicht zu einem Absterben des oberhalb der letzteren befindlichen Laubwerks. Bei Aesculus parviflora wären nach derselben Zeitdauer schon längst alle Blätter über der Infektionsstelle abgestorben gewesen. Doch braucht auch wohl bei Aesculus Hippocastanum der endliche Tod der infizierten Zweigstelle nicht in Zweifel gezogen zu werden.

Was nun schon nach etwa 14 Tagen an der Infektionsstelle bei Aesculus Hippocastanum gegenüber parviflora auffallen mußte, war eine deutliche Einsenkungserscheinung der Rinde an der infizierten Stelle, sodaß der Zweig an der Infektionsstelle sogar wesentlich dünner wurde als der oberhalb der letzteren befindliche jüngere Teil des Zweiges[1]). Die Zeichnung Fig. 3 (siehe S. 366) ist nach einer vom Baume abgeschnittenen infizierten Zweigstelle nach der Natur angefertigt worden und läßt die charakteristischen Erscheinungen deutlich zutage treten. Bei Aesculus Hippocastanum scheint mir demnach der Pilz seine Wirksamkeit mehr in die Tiefe zu entfalten und dafür weniger schnell an Fläche zu gewinnen.

---

[1]) P. Sorauer, Handbuch der Pflanzenkrankheiten, 2. Aufl., II. Teil, S. 294, hat ebenfalls Einsenkungssymptome, und zwar am Zwiebelhalse bei an Botrytis erkrankten Speisezwiebeln beobachtet.

Im Einklang hiermit dürfte vielleicht auch die weitere nur bei Hippocastanum beobachtete Erscheinung einer Tropfenbildung inmitten des Konidienrasens stehen. Es handelt sich hier keinesfalls um Niederschlagswasser aus dem feuchten Innern der Kammer; denn die Erscheinung zeigte sich — wie schon gesagt — nur bei Aesculus Hippocastanum, und die Tropfen entstanden nach dem Absaugen immer wieder von neuem und an derselben Stelle. Sie zeigten eine schwachgelblich durchscheinende Lichtbrechung und stellten sich der mikroskopischen Betrachtung als eine überaus reichlich mit winzigen Kristallen gesättigte Flüssigkeit dar. In Fig. 3 sieht man einen halbtags zuvor abgesaugten Tropfen neu entstehen, einen anderen im Herabträufeln begriffen. Meiner Ansicht nach kann es sich nur um eine aus dem Innern des infizierten Zweiges durch die Einwirkung des Pilzes abgeschiedene Flüssigkeit handeln, die möglicherweise aus den Gefäßen stammt (?)[1].

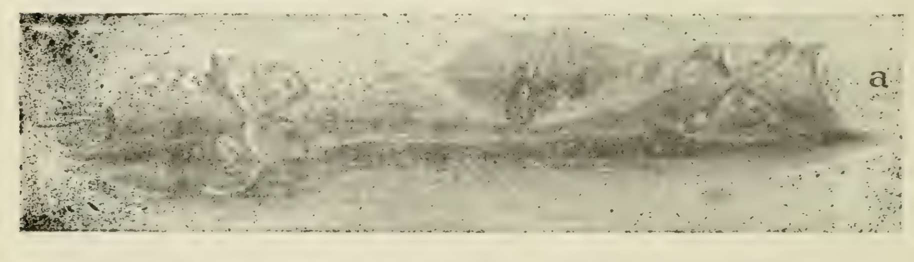




Fig. 3. Eine infizierte Zweigstelle von Aesculus Hippocastanum nach 14 Tagen. a) Deutliche Einsenkungserscheinung. Tropfen inmitten des Konidienrasens in Bildung und im Herabträufeln begriffen. b) Querschnitt durch die Mitte der eingesunkenen Fraßstelle. c) Längsschnitt durch die Fraßstelle. Die dunkle Schattierung bei b und c deutet die Verfeuchtung der Gewebe an. (N. d. Nat. gez. v. Verf.)

An dieser Stelle möchte ich auf eine Beobachtung Negers[2]) an den von Botrytis cinerea — wohl bereits auf dem Baume — befallenen Samen von Aesculus Hippocastanum hinweisen. An frisch abgefallenen Früchten bemerkte er, daß Keimling und Kotyledonen völlig — manchmal auch nur teilweise — ersetzt waren durch eine klare, wässerige

---

[1]) An die entsprechenden Erscheinungen bei Merulius domesticus (lacrymans) soll erinnert und bezüglich ihrer Erklärung auf die Hefte der amtlichen Hausschwammforschungen (herausgeg. von A. Möller, erschienen bei G. Fischer, Jena) verwiesen werden.

[2]) Neger, F. W., Beobachtungen und Erfahrungen über Krankheiten einiger Gehölzsamen. Tharandter forstl. Jahrb., 60. Jahrg., 1909, S. 222–252.

Flüssigkeit. Bakterien oder Hefepilze waren an deren Bildung nicht beteiligt. Äußerlich trat die Krankheit lediglich durch einen dunklen Fleck, der sich in der Mitte des Nabels befand und von Mycelfädenresten herrührte, in die Erscheinung. „Normalerweise besteht die Schale der Roßkastanie, von außen nach innen fortschreitend, aus einer Epidermis (einer aus dickwandigen, braunen, senkrecht zur Oberfläche gestreckten Zellen bestehenden Schicht), einer mächtigen, aus locker verwobenen, braunen, schlauchförmigen Zellen bestehenden Schicht mit sehr vielen, großen Interzellularräumen und einer hellgefärbten Schicht von parenchymatischen, nicht sonderlich dickwandigen Zellelementen. In letzteren sind bei den kranken Samen die Inhaltsstoffe sämtlich aufgelöst. Mycelfäden finden sich vor auf der innersten Seite der dritten, sowie in der zweiten Schicht. In allen Fällen wurde Botrytis cinerea gewonnen."

Eine der beschriebenen Tropfenbildung ähnliche Erscheinung liegt vielleicht auch in dem von Spaulding[1]) bei den Poinsettien beschriebenen Austritt von Gummitröpfchen vor, der von ihm als erstes sicheres Anzeichen der Botrytis-Erkrankung (B. cinerea) angesehen wird.

Leider konnte auch diese Tropfenbildung nicht weiter untersucht werden.

Von Interesse mußte es nun weiterhin sein, das Innere der infizierten Zweigstelle an Längs- und Querschnitten zu betrachten. Makroskopisch zeigte sich nicht nur die Rinde der infizierten Stelle vollständig zerstört und verjaucht, auch die äußeren Holzschichten waren angegriffen, und die Verfeuchtung erstreckte sich bis in den inneren Holzzylinder (Fig. 3). Mikroskopisch läßt sich im Einklang mit der oben erwähnten beschränkteren Flächenausdehnung des Konidienrasens eine geringere Ausbreitung der in der Rinde dicht wuchernden Mycelien erkennen. Sie zeigten sich nur kurze Strecken oberhalb und unterhalb der Fraßstelle, was in deutlichem Gegensatz zu den entsprechenden Erscheinungen bei Aesculus parviflora steht. Daß aber auch hier wieder die apikale Richtung bei der Ausbreitung vom Erreger bevorzugt wird, konnte einwandfrei festgestellt werden. Auch makroskopisch schon zeigte sich das Holz noch eine Strecke weit oberhalb — also apikal — derjenigen Stelle verfeuchtet, wo das Mycelium in der Rinde aufhört und die letztere selbst allmählich wieder gesunde Beschaffenheit aufzuweisen beginnt (siehe Fig. 3). Es könnte sich sonach um eine enzymatische Fernwirkung der Botrytis-Mycelien handeln.

---

[1]) Spaulding, P., Botrytis as a parasite upon Chrysanthemums and Poinsettias. Sonderabdr. a. d. 21. Jahresber. des Missouri Botanical Garden, 1910, S. 185–188.

Eine enzymatische Fernwirkung hat De Bary[1]) bei Sclerotinia Libertiana konstatiert. „Das Mycel und namentlich die quastenförmigen Büschel (Haftbüschel oder Apressorien) töteten das Gewebe nicht durch unmittelbare Berührung ab, sondern durch Absonderung eines giftigen Enzyms, das schon in der weiteren Umgebung die Zellen zum Absterben brachte und so den Boden für das Vordringen des Mycels vorbereitete."

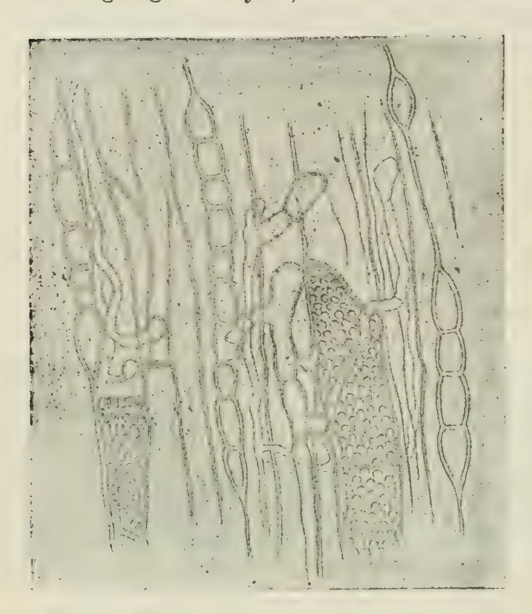


Fig. 4. Tangentialschnitt durch das Holz (oberste Schichten) des infizierten Zweiges von Aesculus Hippocastanum. Das Mycelium in Apressorienbildung begriffen. (N. d. Nat. gez. vom Verf.)

Tangentialschnitte des Holzzylinders (siehe Fig. 4) zeigten nun auch hier das Mycelium in öfterer Apressorienbildung begriffen. Eine Übereinstimmung der Botrytis in der enzymatischen Fernwirkung mit Sclerotinia Libertiana gewinnt dadurch an Wahrscheinlichkeit. Ob es sich außerdem mit der beobachteten Apressorienbildung um ein Eindringen des Mycels in die darunter liegenden Holzschichten handelt, oder auch um die ersten Anfänge der noch zu besprechenden „Sklerotien"-Bildung, die dann ihren Sitz zwischen Holz und der zerstörten Rinde hätte, konnte leider noch nicht entschieden werden. In tieferen Holzschichten waren Myeelien jedenfalls nicht nachweisbar.

Alle beschriebenen Erscheinungen zusammengenommen, scheint der Erreger bei Aesculus Hippocastanum energisch in die Tiefe zu wirken und zeigt somit auf dieser Pflanze ein unterschiedliches Verhalten gegenüber seinem Angriff auf Aesculus parviflora.

Untersuchungen über die „Sklerotien" von Botrytis cinerea.

Die Streitfrage der Zusammengehörigkeit von Sclerotinia-Arten als Askusform und Botrytis cinerea als Konidienform mußte ich bei

---

[1]) Cfr. P. Sorauer, Handbuch der Pflanzenkrankheiten, 1908, 3. Aufl. II. Band, S. 294.

näherem Augenmerk auf die schon S. 356 kurz beschriebenen sklerotienähnlich aussehenden Ausdifferenzierungen des Botrytismyceliums streifen.

Zu der auf Blättern und Ranken faulender Reben vorkommenden Sclerotinia Fuckeliana, die aus den bis 0,5 cm langen harten Sklerotien Apothecien entwickelt, haben eine Anzahl von Forschern, an ihrer Spitze De Bary und Fuckel, die Botrytis vulgaris (= B. cinerea) als Konidienform gezogen, jedenfalls wohl nur irregeführt durch das gleichzeitige Vorkommen beider Pilzformen auf derselben Nährpflanze. Denn daß diese Zusammengehörigkeit keinesfalls genügend durch Tatsachen gestützt ist, geht wohl daraus hervor, daß von anderen Forschern diese selbe Botrytisform als Nebenfruchtform zu Sclerotinia Libertiana angesprochen wird. So haben denn auch viele Autoren sich auf Grund sorgfältiger Beobachtungen deutlich gegen die Zusammengehörigkeit von Botrytis zu Sclerotinia ausgesprochen. Brefeld hat aus Sklerotien, die die Botrytisrasen trugen — d. h. wohl aus den sklerotienartigen Ausdifferenzierungen des Botrytismycels —, niemals Apothecien hervorgehen sehen. Auch v. Tubeuf ist es niemals gelungen, aus solchen „künstlich gezüchteten Sklerotien" die Peziza-Früchte zu erziehen. Zopf[1]) behauptet allerdings, daß man aus solchen Botrytis-„Sklerotien", wenn man sie ein Jahr lang ruhen läßt, Peziza-Früchte erzielt. Aber Stevens und Hall[2]) haben während siebenjähriger Kultur von Sclerotinia Libertiana und Botrytis cinerea niemals einen Wechsel der beiden Pilze beobachtet. Die Sklerotien von Sclerotinia unterscheiden sich nach diesen Forschern schon in Gestalt und Größe von denen der Botrytis. Ferner erzeugen letztere ausnahmslos Hyphen mit Konidien, erstere dagegen zeigen niemals Neigung zu Konidienbildung und erzeugen Askusfrüchte. Diese beiden Autoren gelangen daher ebenfalls zu einer entschiedenen Verneinung der oben erwähnten Zusammengehörigkeit. Zu demselben Ergebnis kommen auch Westerdijk[3]) und andere Forscher.

Schon nach Durchsicht der Literatur, von welcher hier nur ein kleiner Bruchteil gestreift wurde, muß es einem unbefangenen Forscher wohl so gut wie erwiesen gelten, daß von der erwähnten Zusammengehörigkeit vorläufig nicht mehr die Rede sein kann. Auch daraufhin, daß auf den Sclerotinia-Sklerotien Konidienträger von Botrytis beob-

---

[1]) Zopf, Pilze, S. 427.

[2]) Stevens & Hall, A serious lettuce disease and a method of control. Technical Bulletin No. 8 d. Versuchsstation f. Nord-Carolina, West Raleigh 1911, S. 89—143 (31 Abb.).

[3]) Westerdijk, Johanna, Untersuchungen über Sclerotinia Libertiana Fuck, als Pflanzenparasit. Med.-phytopatholog. Labor. „Willie Commelin Scholten". Amsterdam No. 2, 1911 (27 Seiten, 2 Tafeln).

achtet wurden, kann man keinesfalls schon Botrytis in den Entwicklungskreis der Sclerotinia einbeziehen. Das ist dann erst statthaft, wenn sich einwandfrei Botrytis in Sclerotinia und umgekehrt überführen läßt. Aber gerade an diesem grundlegenden Experiment sind bisher alle erwähnten Kombinationsversuche gescheitert.

Es dürfte m. E. für die vorliegende Streitfrage auch ein nicht zu übersehender Fingerzeig sein, daß alle diejenigen Sklerotiniaarten, bei denen mit Sicherheit sowohl Askus- wie Konidienfruchtform festgestellt sind, und die ich als echte Sklerotiniaarten bezeichnen möchte — wie beispielsweise bei Sclerotiniaa heteroica, wo mit der Differenzierung in zwei Fruchtformen auch ein regelrechter Wirtswechsel verbunden ist —, immer nur Konidienketten vom Typus der Monilia mit den charakteristichen Disjunktoren bilden.

Meine Untersuchungen über die sklerotienähnlichen Ausdifferenzierungen des Botrytismycels waren zunächst morphologische. Es war auch die Untersuchung der Psychologie dieser Bildungen in Aussicht genommen und vorbereitet, leider aber hat — wie schon gesagt — der Krieg diese Arbeiten unterbrochen, sodaß über die Physiologie der genannten Myceldifferenzierungen noch nichts, über ihre Morphologie nur einiges gesagt werden kann. Immerhin glaube ich mit der Mitteilung meiner Ergebnisse — die ich aber ausdrücklich nur als vorläufige bezeichnen möchte — einen Beitrag zur Aufklärung über die Natur der umstrittenen Gebilde geben zu können.

Wie bereits S. 356 ausgeführt wurde, konnte durch kontinuierliche Beobachtung einwandfrei festgestellt werden, daß die am Rande der Kulturschalen auftretenden schwarzen Erhebungen des Miceliums — die verschiedentlich eine Länge bis zu 1 cm und eine Breite bis zu 4 mm erreichten — aus den kleinen punktförmigen, erst hellen dann schwarzen Differenzierungen durch nachträgliches Verschmelzen hervorgehen. Diese kleinen punktförmigen Gebilde sind sonach als gewisse Einheiten der größeren, hohlen und wulstförmigen Gebilde aufzufassen. Daß auch die Erhebungen inmitten der Kultur ontogenetisch dieselbe Herleitung haben, steht außer jedem Zweifel. Morphologisch sind sie ja vollkommen mit den entsprechenden Bildungen am Rande der Kultur identisch. Sie entstehen ferner ebenfalls unter allmählicher Größenzunahme; nur kommt es nicht so deutlich zur vorherigen scharenweisen Ausbildung der beschriebenen punktförmigen Einheiten, für deren Entstehung wohl die scharfe Grenze zwischen Nährsubstrat und Glasrand den specifischen Reiz abgibt, der inmitten der Kultur fehlt. Hier tritt dementsprechend die dunkle Pigmentierung dieser Mycelbildungen auch etwas später als am Rande ein.

Jene kleinen punktförmigen Randgebilde, die ontogenetischen Einheiten der sklerotienähnlichen Differenzierungen, sind nun nach

Buesgen[1]) nichts anderes als Haftbüschel oder Haftquasten, Apressorien, die das Botrytismycelium beim Übergang in ein anderes Medium (Luft) ausbildet. Morphologisch sind sie einander gleichwertige, erst farblose, dann dunkle, ziemlich voluminöse und an den Enden meist etwas angeschwollene Verzweigungen, die alle zunächst etwa strahlenförmig von einem Hyphenende ausgehen, sich aber dann mehr oder weniger parallel zueinander richten und so den Typus einer Quaste annehmen. Diese Bildungen, wie überhaupt die wulstförmigen Differenzierungen, scheinen aber nicht etwa — obgleich sie in den Kulturen immer erst nach völliger Beschlagnahme der Substratfläche und reichlicher Konidienbildung auftreten — ein bestimmtes Alter, eine bestimmte Reife des Myceliums zur Veraussetzung zu haben, vielmehr scheint lediglich das Aufhören des bisher durchwachsenen Mediums — also eine gewisse Wachstumshemmung — der auslösende Reiz zu diesen Formationen zu sein. Denn auch an 3 Tage alten Keimschläuchen von Tropfenkulturen läßt sich, wie Fig. 5 zeigt, die Apressorienbildung hervorrufen.

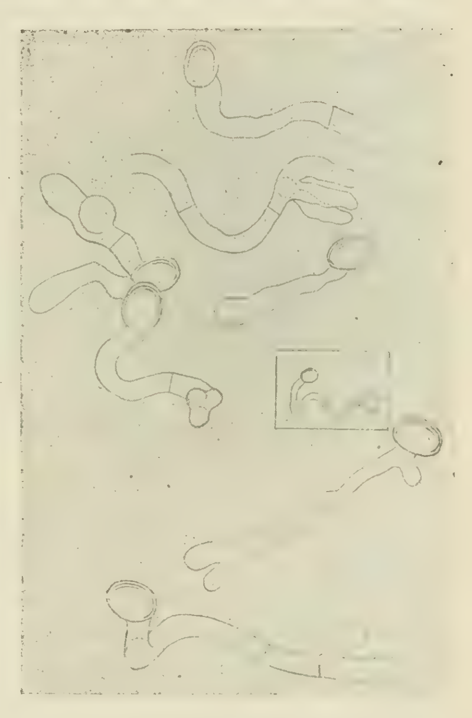


Fig. 5. Apressorienbildung an Keimschläuchen der Konidien von Botrytis cinerea in verschiedenen Entwicklungsstadien. Aus einer Objektträger-Gelatine-Tropfenkultur, 3 Tage nach der Aussaat. (N. d. Nat. gez. vom Verf.)

Übrigens sind auch an den Mycelien von Sclerotiniaarten, z. B. bei Sclerotinia Libertiana[2]) und Sclerotinia Sclerotiorum, solche Haftquasten oder Apressorien beobachtet und als hauptsächlich im Dienst der Ernährung stehend beschrieben worden (vgl. auch S. 368 Zeile 1 ff.). Von den Apressorien bei Sclerotinia Sclerotiorum sagt v. Tubeuf[3]): „In den häufigsten Fällen dringt das Mycelium in von Kutikula oder dünnem

[1]) Buesgen, M., Über einige Eigenschaften der Keimlinge parasitischer Pilze. Botanische Zeitung I, 1893, 51, S. 53. 57 (Abbildungen).

[2]) Sorauer, P., Handbuch der Pflanzenkr., Bd. II, 1908, S. 294.

[3]) v. Tubeuf, Pflanzenkrankheiten, durch kryptogame Parasiten verursacht. Berlin, Springer, 1895, S. 278.

Periderm bedeckte Teile ein, und zwar mittelst Hyphenzweigen, welche von dem ersten Nährboden aus durch die Luft wachsen. Diese bilden auf dem zu befallenden Teile infolge Druckreizes eigenartige Haftorgane, welche durch Ausscheidung der zelltötenden Flüssigkeit die berührte Stelle desorganisieren und, von den Desorganisationsprodukten ernährt, Zweige treiben, die in die Pflanze eindringen."

Durch Summierung solcher Apressorien oder Haftquasten, die sich fest aneinander legen und miteinander verschmelzen, entstehen nun die beschriebenen hohlen, äußerlich sklerotienähnlichen Gebilde des Botrytis-Mycels, die die schon erwähnte leichte und elastische Eindrückbarkeit charakterisiert. Ganz fälschlich m. E. werden sie mit den Sklerotien anderer Pilze auf gleiche Stufe gestellt. Auch die ältesten solcher Pseudosklerotien lassen mikroskopisch an Querschnitten noch deutlich ihren Ursprung erkennen.

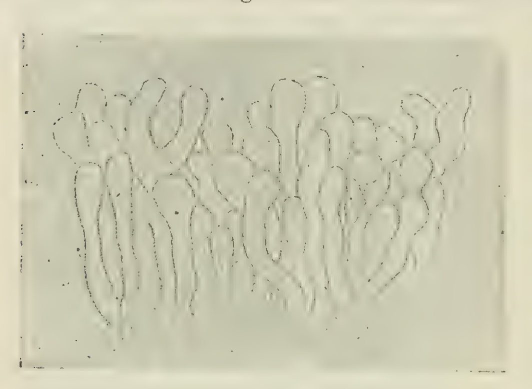


Fig. 6. Querschnitt aus einem Pseudosklerotium von Botrytis cinerea. (N. d. Nat. gez. vom Verf.)

Die Fig. 6, die einen Querschnitt aus der Wand einer älteren Botrytisausdifferenzierung aus der Mitte einer Kultur darstellt, zeigt unverkennbar dieselben pallisadenartig gerichteten und an den Enden angeschwollenen Hyphenenden der Apressorien.

Um zu entscheiden, ob solche Gebilde die Bezeichnung „Sklerotien" verdienen, bedürfte der Begriff „Sklerotium" einer festeren Bestimmung, als er bisher zu haben scheint. Um zunächst bei dem morphologischen Aufbau zu bleiben, dürfte ein unbefangener Vergleich der mikroskopischen Bilder eines echten Sklerotiums — beispielsweise desjenigen von Claviceps purpurea — mit den in Rede stehenden Gebilden von Botrytis nicht zwecklos sein. Vergleichen wir die obige Fig. 6 des Querschnittes eines Botrytis-Organs mit der Fig. 7 (siehe S. 373), die einen feinen Schnitt von der Oberfläche des Mutterkorns darstellt (vgl. auch die Fig. 99 eines Sklerotiumschnittes von Sclerotinia Libertiana in Erikssons Werk „Die Pilzkrankheiten der landwirtsch. Kulturpflanzen")[1]), so steht wohl der pallisadenartige Aufbau des hohlen Botrytisgebildes sehr im Gegensatz zu dem echten Pseudo-

[1]) Eriksson, Jakob, Die Pilzkrankheiten der landwirtsch. Kulturpflanzen (a. d. Schwedischen übersetzt von Grevillius). Leipzig 1913, Reichenbach, S. 163.

parenchym beim Sklerotium von Claviceps purpurea. Das letztere ist ein ausgesprochenes Sklerotium, ein hartes, festes Dauergeflecht von Hyphen, das äußerlich noch durch die dunklen, in eigenartigen Wellenlinien erscheinenden Rindenhyphen geschützt ist. Die Fig. 8 stellt endlich noch von einem Botrytisgebilde eine Aufsicht dar (Schnitt- und Quetschpräparat). Man sieht von oben her auf die gewölbten Hyphenendigungen wie etwa auf ein unebenes Steinpflaster.

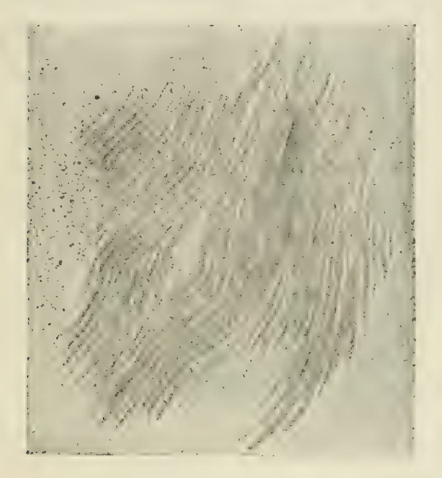


Fig. 7. Flächenschnitt durch ein Sklerotium von Claviceps purpurea. Man erkennt das Pseudoparenchym der Markhyphen. Die über dasselbe verlaufenden Wellenlinien rühren von der Anordnung der Rindenhyphen her.

Fig. 8. Schnitt- und Quetschpräparat von der Oberfläche eines Botrytis-Pseudosklerotiums.

Fig. 7 u. 8 gleiche Vergrößerung. (Gez. vom Verf.)

Aber auch in physiologischer Hinsicht dürfte wohl der Begriff des Sklerotiums bestimmter gefaßt werden müssen, insofern nämlich, als man wohl nicht fehlgeht, in einem echten Sklerotium immer die Vorstufe zu einer höheren Fruchtform, der Askusform, zu erblicken und für alle Gebilde, die diese physiologische Bedingung nicht erfüllen, trotz ihrer äußerlichen Ähnlichkeit die Bezeichnung „Sklerotium“ zu verwerfen. So dürften meiner Ansicht nach z. B. bei Botrytis parasitica, die ebenfalls Askusfrüchte bisher nachweislich nicht bildet, die kleinen schwarzen Erhebungen, die sich ausdifferenzieren, nicht die Bezeichnung „Sklerotien“ erhalten. Ebenso zunächst bei Sclerotium Tuliparum (= Scl. bulborum?), solange noch immer bei diesem Pilz keine Sporenfruchtform beobachtet werden kann.

Der Begriff eines Sklerotiums dürfte demnach vielleicht dahinlautend bestimmt werden, daß man darunter ein hartes, massives und echt pseudoparenchymatisches Hyphengeflecht versteht, das in weiterer Entwicklung stets die höhere Fruchtform hervorbringt.

Da also im morphologischen Aufbau sowohl wie in ihrer Funktion wesentliche Unterschiede zwischen den echten Sklerotien und den beschriebenen Botrytismyceldifferenzierungen bestehen, so ist es m. E. falsch, von Sklerotien bei Botrytis-Mycelien zu sprechen. Die aus Apressorien durch Appositionswachstum hervorgehenden Gebilde dürften höchstens als Pseudosklerotien bezeichnet werden, solange die noch ausstehende Erforschung ihres physiologischen Wertes (vielleicht Enzymspeicher) ihnen keine passendere Bezeichnung eingetragen hat. Im Einklang hiermit dürften auch Pilze, die keine echten Sklerotien besitzen, nicht zur Gattung Sclerotinia gezogen werden.

Figurenerklärung zu den Tafeln.

Tafel X.

Habitusbild der erkrankten Pflanze. (Aesculus parviflora Walt.) Näheres siehe Text.

Tafel XI.

Fig. 1. Ein künstlich infizierter Zweig von Aesculus parviflora am 22. Tage nach der Infektion. Alles oberhalb der Infektionsstelle befindliche Laub ist vertrocknet und gebräunt.

Fig. 2. Infizierte Zweigstelle von Aesculus parviflora bei geöffneter Infektionskammer ca. 3 Tage nach der Infektion. Die Entwicklung der Konidienrasen ist vom rechten Kammerpolster ausgehend bereits apikal (nach links) fortgeschritten.

Fig. 3. Dieselbe Zweigstelle ca. 4 Wochen nach der Infektion. Die unterrindig weiter apikal gewucherten Mycelien sind auch außerhalb des linken Kammerpolsters und in ca. 2 cm Entfernung davon mit Konidienbildung hervorgebrochen. Rechts die Entwicklung der Adventivsprosse.





C. Leschinski, phot. *Louis Gerstner, Kunstanstalt, Leipzig*



Figur 1



Figur 2



Figur 3

C. Leschinski, phot. *Louis Gerstner, Kunstanstalt, Leipzig*



Aus dem botanischen Institut der Universität Königsberg Pr.

Vergleichende Untersuchungen über die Biologie holzzerstörender Pilze.

Von **Bruno Rudau.**

(Mit Tafel XII—XVII.)

I. Allgemeiner Teil.

Die Erforschung der Krankheiten unserer Bäume, insbesondere an lebenden Wald-, Park- und Obstbäumen, ihrer Ursachen und der Mittel, welche gegen sie in Anwendung gebracht werden, ist für Wissenschaft und Praxis von der größten Wichtigkeit. Nachdem die grundlegenden Kulturmethoden und entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen Brefelds[1]) ein klareres Verständnis für das Leben und die Bedeutung der niederen Pilze verschafft hatten, erkannte man, daß alle Infektionskrankheiten der landwirtschaftlichen Kulturpflanzen durch parasitische Pilze hervorgerufen werden, durch deren Verbreitung im Boden und in der Luft die Entstehung der Krankheiten allein ermöglicht wird.

Die Erforschung der Baumkrankheiten wurde dagegen in auffallendem Maße vernachlässigt. Die Tatsache mag dem Umstande zugeschrieben werden, daß den Pilzkundigen meist die Gelegenheit fehlte, im Walde zu beobachten und zu experimentieren. In der Regel war man nur mit solchen Pilzen bekannt, welche auf oder in abgestorbenen organischen Stoffen vegetierten; man übertrug die Lebensweise der letzteren auf alle Pilze und glaubte, daß alle Pilze nur an abgestorbenen Stoffen leben und Zeichen des bereits eingetretenen Todes wären. Die wahren Ursachen der Krankheiten wurden als unbekannt bezeichnet.

Die ersten wissenschaftlichen Untersuchungen über Holzfäule rühren von Th. Hartig[2]) (1838) her, welcher in dem faulen Holze die Anwesenheit der Pilzfäden erkannte, die er als „Nyctomyces" (Nachtfaser) bezeichnete. Er hielt jedoch die Pilze nicht für die Ursache des Absterbens, vielmehr sollten hohes Alter, ungünstige Stand-

[1]) Brefeld, Untersuchungen aus dem Gesamtgebiet der Mykologie.

[2]) Th. Hartig, Fäulnis des Holzes, S. 3.

orts- und Witterungsverhältnisse die Funktionslosigkeit des Pflanzenteils hervorrufen. Die abgestorbenen Gewebe zerfielen in viele kleine Bruchstücke, „Monaden“ genannt, aus denen sich durch Aneinanderreihung auf dem Wege der Erzeugung die Nyctomyces entwickeln sollten.

Ähnlich urteilt Schacht[1]) in seiner Arbeit über die Holzfäule, gibt aber bereits den Gedanken auf, daß Pilzbildungen als Resultate einer generatio spontanea anzusehen sind. Er hatte sich überzeugt, daß diejenigen Pilze, die im Innern anderer Pflanzen leben, von außen her infolge äußerer Verletzungen durch die Zellwand eindringen und durch ihre Wucherungen im bereits abgestorbenen Holz die Weißfäule hervorrufen.

Eingehender beschäftigt sich später Willkomm[2]) (1866) mit dem Gegenstande; er erklärte als Ursache der Schwammfäule einen parasitischen Pilz, Xenodochus ligniperda, aus dem sich ein Micrococcus entwickele, welcher das Holz zersetze. Es wurden somit die verschiedenartigsten Prozesse der Holzzerstörung, sowohl die Weiß-, als auch die Rotfäule, als Folgen der Wirksamkeit eines einzigen, vielgestaltigen Pilzes dargestellt.

In ihrer vollen Wichtigkeit würdigen Goeppert und R. Hartig die schädliche Wirkung der verschiedenen Baumschwämme.

Goeppert[3]) war es, der als erster, unabhängig von den Arbeiten Hartigs, auf den näheren Zusammenhang zwischen den äußerlich zum Vorschein kommenden, an Baumrinden haftenden größeren Pilzen und dem im Innern des Holzes schmarotzenden Mycel hinwies. Er machte ferner auf die Wundstellen aufmerksam, welche das Eindringen von Pilzsporen sehr erleichtern, und knüpft daran die ernstliche Mahnung, die an der Oberfläche der Baumstämme hervortretenden Fruchtkörper der Pilze sorgfältig zu entfernen, um einer Weiterverbreitung der letzteren durch Sporenaussaat entgegenzutreten.

Die Arbeiten R. Hartigs über die Erforschung der Baumkrankheiten und somit auch die Ursache der Fäulnis des Holzes begannen seit dem Jahre 1870; er hat einige der gewonnenen Resultate[4]) zuerst 1873 und 1875 veröffentlicht und dann 1878 seine Untersuchungen im Zusammenhange in der Arbeit „Zersetzungserscheinungen des Holzes der Nadelbäume und der Eiche“ gebracht. Durch dieses klassische Werk gebührt R. Hartig das Verdienst, zuerst umfassend in monographischer Bearbeitung den ganzen Verlauf und die Ursachen für

---

[1]) Schacht, Der Baum, S. 19.

[2]) Willkomm, Die mikroskopischen Feinde des Waldes, S. 67.

[3]) Goeppert, Über die Folgen äußerer Verletzungen der Bäume.

[4]) R. Hartig, Vorläufige Mitteil. über den Parasitismus von Agaricus melleus und dessen Rhizomorphen, S. 295. R. Hartig, Über die Fäulniserscheinungen im Holze der lebenden Waldbäume, S. 353.

eine größere Anzahl von Baumkrankheiten, die durch holzzerstörende Hymenomyceten verursacht werden, untersucht zu haben. Er stellte fest, daß die Pilze als echte Parasiten sich verhalten, daß ihr Wachstum von der keimenden Spore an bis zur kräftigsten Mycelentfaltung Hand in Hand geht mit der allmählichen vollständigen Zerstörung des befallenen Baumes und daß jede hierbei auftretende Pilzspezies ganz bestimmte Krankheitserscheinungen hervorruft. In neuerer Zeit sind insbesondere von v. Tubeuf und seinen Schülern die Hartig'schen Untersuchungen über die Zersetzungserscheinungen und die Biologie holzzerstörender Pilze weitergeführt worden. So hat Lindroth[1]) für die auf der Birke vorkommenden Pilze (Polyporus nigricans, igniarius, pinicola, betulinus, lepideus, laevigatus, Merulius lacrymans) nachgewiesen, daß alle das Birkenholz derart zersetzen, daß zuerst das Hadromal und nachher das Lignin (im Sinne Mäules)[2]) verloren geht und daß die Zellwände von innen nach außen angegriffen und aufgezehrt werden.

Miss Rumbold[3]) und Wakefield[4]) gelang es, durch ernährungsphysiologische Untersuchungen das Mycelwachstum näher zu studieren und sichere Erfolge in der künstlichen Fruchtkörperbildung zu erzielen.

Zuletzt verdient Münch[5]) erwähnt zu werden. Seine Arbeiten über das Zustandekommen von Pilzkrankheiten an Holz und Rinde der Bäume erstreckten sich zuerst auf Laboratoriumsversuche, und die auf diese Weise abgeleiteten Gesetze der Krankheitsempfänglichkeit und der Immunität wurden später in größerem Umfange durch künstliche Infektionen an lebenden Bäumen in der Natur bestätigt. Daß durch diese letzteren Versuche die Liste der krankheitserregenden Holzpilze um weitere Nummern vermehrt wurde, war weniger sein Versuchsziel, vielmehr versuchte er Gesetze aufzufinden, nach denen die Verbreitung der Pilzfäden im Bauminnern erfolgt. Die Impfungen an den Baumstämmen waren außerordentlich erfolgreich. Obwohl zur Infektion Pilze sehr verschiedener Gattungen (Schizophyllum, Stereum, Polyporus, Collybia) benutzt wurden, verhielten sie sich während der 3—4 Jahre langen Versuchsdauer auffallend ähnlich und besonders in den ersten Zersetzungsstadien schienen Unterschiede überhaupt nicht vorzukommen. Diese Ergebnisse weichen von den Untersuchungen Hartigs ab, der, wie schon oben erwähnt, für jede Pilzspezies eine verschiedene Holz-

---

[1]) Lindroth, Zersetzungserscheinungen des Birkenholzes, S. 405.

[2]) Mäule, Das Verhalten verholzter Membranen gegen Kaliumpermanganat, S. 166.

[3]) Rumbold, Biologie holzzerstörender Pilze, S. 81.

[4]) Wakefield. Über die Bedingungen der Fruchtkörperbildung, S. 521.

[5]) Münch, Immunität der Krankheitsempfänglichkeit der Holzpflanzen, S. 54. Münch, Versuche über Baumkrankheiten, S. 389.

zerstörung annimmt, welche es ermöglicht, allein nach dem Zersetzungsbild den Parasiten zu bestimmen. Treten aber Verschiedenheiten bei den Versuchsergebnissen auf, so soll der Grund in dem jeweiligen vegetativen Zustand eines Baumes liegen. Es kommt dabei nicht nur auf den Wassergehalt und den davon abhängigen Luftraum des Holzes an, sondern auch auf die Menge des eingeschlossenen Sauerstoffs, die von der Dichte und Zusammensetzung der Binnenluft abhängig ist. Von Einfluß hierauf sind der strömende Zustand des Wassers im Holz und die Atmung der Holzzellen. Beider Wirkung führt gewöhnlich eine geringere Dichte und geringeren Sauerstoffgehalt der Binnenluft als der atmosphärischen Luft herbei. Wahrscheinlich löst das strömende Wasser einen Teil der eingeschlossenen Luft, bringt sie in die Blätter und bei Verdunstung aus dem Baume hinaus, und da Sauerstoff im Wasser löslicher ist als Stickstoff, so wird die Binnenluft um so sauerstoffärmer, je lebhafter die Strömung ist. Auch durch die Atmung der Holzzellen würde Sauerstoffarmut eintreten und demnach für die sauerstoffbedürftigen Pilzfäden ein Eindringen unmöglich sein. Aus diesen Versuchen Münchs soll also hervorgehen, daß beim Zustandekommen einer Krankheit es in erster Linie „auf die individuelle Empfänglichkeit ankommt." „Auch die gefährlichsten Holzpilze können, selbst wenn sie ins Bauminnere eingedrungen sind, dem Baum nur dann verderblich werden, wenn sie ihn in empfänglichem Zustand antreffen, wie er gewöhnlich, oder wenigstens sehr oft, nicht gegeben ist."

Dieser Ansicht Münchs stehen die experimentellen Untersuchungen Hoffmanns[1]) über andere holzzerstörende Pilze schroff gegenüber. Hoffmann hat in einwandfreier Weise bewiesen, daß echte Saprophyten (Meruliusarten, Polyporus vaporarius) nicht die Möglichkeit intramolekularer Atmung besitzen, daß dagegen echte Baumparasiten (Coniophora cerebella, Paxillus acheruntius, Polyporus destructor, Polyporus serialis) bei Sauerstoffentziehung normale intramolekulare Atmung unter gleichzeitiger Bildung von Alkohol einleiten können.

Hat Lindroth auf mikroskopischem und Münch auf experimentellem Wege die Frage gelöst, daß ganz verschiedenartige Pilze bei ein und derselben Wirtspflanze mit geringen Unterschieden ähnliche Krankheitsbilder liefern, so wird auch die umgekehrte Untersuchung, d. h. das Verhalten eines Pilzes zu verschiedenen Wirtspflanzen von Interesse sein. Diese Aufgabe hat sich Verfasser gestellt; sie ist in einer Bearbeitung von Marzell[2]) im Jahre 1882

[1]) Hoffmann, Wachstums-Verhältnisse einiger holzzerstörender Pilze, S. 108.

[2]) Marzell, Über einige durch Pilze verursachte Zersetzungsprozesse des Holzes, S. 7.

nebenbei gestreift und dabei nur an wenigen Wirtspflanzen ausgeführt worden. Da wir seitdem besonders in den letzten Dezennien in der Biologie der Hymenomyceten weitere in Betracht zu ziehende Fortschritte zu verzeichnen haben, so erscheint eine ausführlichere Bearbeitung der Frage erforderlich.

Zur Untersuchung diente unser gemeinster und auch gefährlichster Laubholz-Parasit, der falsche Feuerschwamm (Polyporus igniarius Fr.). Es kamen nur lebende pilzbefallene Bäume für meine Untersuchung in Betracht.

Polyporus igniarius ist der häufigste Parasit der meisten Laubholzbäume und erfreut sich einer weiten Verbreitung in Europa, Sibirien, Ceylon, Nordamerika, Brasilien und Australien. Die perennierenden Fruchtkörper sind holzig und von sehr harter Substanz. Der Hut ist in der Jugend höckerig, rundlich, nicht berandet, glatt mit dünner flockiger, angedrückter, grauer Bekleidung; die spätere Form ist hufoder polsterförmig, mit abgerundetem, hellerem Rande, innen rostbraun oder schwärzlich; der Pilz zeigt eine gezonte rostbraune Trama. Die Oberfläche ist kahl mit harter grauer oder schwärzlicher glanzloser Rinde, mit ungleichen Vertiefungen, welche in mehr oder weniger konzentrische Furchen übergehen können.

Die Fruchtkörper können recht große Dimensionen erreichen; in der Regel sind sie 6—20 cm lang, 8—10 cm breit, 5 cm und mehr dick.

Die Röhrchenmündungen sind in der Jugend von grauem Anfluge, später zimtbraun und können bei alten Fruchtkörpern ebenso schwärzlich wie die Oberfläche werden. Die mehrschichtigen 0,5—1 cm langen Röhren werden im Alter nach innen zu mit weißer Masse verstopft und haben feine, rundliche Mündungen. Die Sporen sind kurz elliptisch, 5—6 μ lang, 4—4,5 μ breit; ihre farblose Membran ist glatt und fest.

Die Wirtspflanzen, die in Europa von Polyporus igniarius befallen werden und bisher beobachtet worden sind, sind folgende:

Populus tremula	Populus alba
Populus nigra	Populus canescens
Salix fragilis	Salix caprea
Juglans regia	Alnus glutinosa
Alnus incana	Betula alba
Carpinus Betulus	Quercus Robur
Fagus silvatica	Pirus Malus
Prunus domestica	Prunus spinosa
Prunus avium	Prunus Cerasus
Prunus Padus	Robinia Pseudacacia
Acer platanoides	Syringa vulgaris.
Fraxinus excelsior	

Hedgcock[1]) gibt für die Vereinigten Staaten folgende Waldbäume an:

Arctostaphylos	Acer glabrum
Acer macrophyllum	Acer pennsylvanicum
Acer saccharinum	Alnus acuminata
Acer spicatum	Alnus rhombifolia
Alnus oregona	Betula lenta
Alnus tenuifolia	Betula nigra
Betula lutea	Betula papyrifera
Betula occidentalis	Carpinus caroliniana
Castanopsis chrysophylla	Fagus atropunicea
Cornus Nuttallii	Juglans cinerea
Juglans nigra	Populus balsamifera
Ostrya virginiana	Populus trichocarpa
Populus grandidentata	Quercus Garryana
Populus tremuloides	Quercus marylandica
Quercus Prinus	Quercus texana
Quercus rubra	Salix Bebbiana
Quercus virginiana	Salix nigra
Salix lasiandra	Ulmus americana
Salix Nuttallii	Xanthoxylon.
Ulmus racemosa	

Diese beiden Listen umfassen alle unsere wichtigsten Wald- und Obstbäume, sowie eine Anzahl anderer Pflanzen, deren Zahl sicher, wenn noch weitere außereuropäische Verhältnisse hinzugezogen würden, bedeutend vergrößert wird. Es gibt kaum in der ganzen Pflanzenpathologie einen Parasiten, der dermaßen weit verbreitet ist oder in betreff derHolzartenzahl, auf welche er angewiesen ist, den Polyporus igniarius übertrifft.

Aus der großen Zahl von Wirtspflanzen hat Verfasser folgende genauer untersucht:

Alnus incana	Betula alba
Carpinus Betulus	Populus tremula
Salix alba	Quercus Robur
Fagus silvatica	Ulmus campestris
Pirus Malus	Prunus domestica
Prunus Cerasus	Prunus cerasifera
Hippophaë rhamnoides	

Von diesen Wirtspflanzen sind die Zersetzungserscheinungen nur an der Eiche durch Hartig und der Weißbuche durch Marzell ge-

[1]) Hedgcock, Notes on some diseases of trees in our national forests, S. 73.

nauer erforscht; alle übrigen weißfaulen Bäume sind noch nicht untersucht.

Als neue, bisher in der Literatur noch nicht erwähnte Wirtspflanzen wurden aufgefunden und untersucht:

Ulmus campestris Prunus cerasifera
Hippophaë rhamnoides

Die Ausbildung und Form der Fruchtkörper des Polyporus igniarius ist eine sehr mannigfache und äußerst verschiedene. Allgemein bekannt sind die fast halbkugeligen, mit weichem Filz überzogenen Fruchtkörper an Weiden (Weidenschwamm), im Gegensatz zum Apfelbaum, wo sie schon in den jüngsten Entwickelungsstadien die typische Form mit dem hellen wulstigen Rande bilden. An Eichen ist der Fruchtkörper dreiseitig hufförmig mit horizontaler Oberfläche, an Erlen und Birken breit, lang und dünn. Von diesem Gesichtspunkte aus betrachtet, ist Bondarzew[1]) auf Grund der Prüfung einer sehr großen Anzahl von Exemplaren des Polyporus igniarius, die von verschiedenen Bäumen stammten, zu dem Schluß gekommen, daß für jede Gattung der Nährpflanze eine eigene, ihr weniger oder mehr zugehörige Form existiert, welche vollkommen ausgesprochene äußere Anzeichen besitzt. Vorläufig unterscheidet Bondarzew folgende Typen des Pilzes: Forma Alni, Betulae, Tremulae, Quercus (von den übrigen Formen auch mikroskopisch durch etwas größere Sporen abweichend), Pruni. Auf experimentellem Wege hat er Unterschiede dieser Formen noch nicht nachgewiesen.

Die Ursachen für diese mannigfachen Formen können in den Einflüssen liegen, welche die verschiedenen Wirtspflanzen wegen ihres anatomischen Baues, ihres Nahrungsinhaltes usw. auf den Schmarotzer ausüben, sodaß dieser, wenn er sich auf einer neuen Wirtspflanze einfindet, sich den neuen Verhältnissen im Laufe einer Reihe von Generationen anpaßt und sich gleichzeitig gewisse morphologische Eigentümlichkeiten erwirbt. Je kürzer dabei die ganze Entwickelungsperiode für einen Schmarotzerpilz ist, je mehr Generationen also in derselben Zeit entstehen können, desto schneller wird sich eine solche Form festigen und eine einigermaßen konstante Rasse entstehen können. Es scheint ferner, daß ein Pilz, je ausgeprägter parasitisch und je abhängiger also von der Wirtspflanze er ist, desto sicherer und schneller sich auf neuen, wenn auch verwandten Wirtspflanzen zu neuen Rassen und dadurch vielleicht im Laufe der Zeit zu neuen Arten umbildet. Die Eigentümlichkeiten der neuen Wirtspflanzen können aus dem Schmarotzer nach einer Reihe von Generationen

[1]) Bondarzew, Pilze, gesammelt auf Stämmen verschiedener Baumgattungen.

zuerst „biologische Rassen“ entwickeln, die später zu „biologischen Arten“ und vielleicht endlich zu mehr konstanten, morphologisch differenzierten Arten werden. Resupinate Fruchtkörper des Polyporus igniarius, d. h. Formen, denen ein deutlicher Hut mangelt und deren Porenschicht den über die Rindenoberfläche hinwachsenden Mycelflächen unmittelbar aufsitzt, können bei derartigen Betrachtungen außer Acht gelassen werden, sie sind als anomal zu bezeichnen. Genauere vergleichende Untersuchungen, insbesondere Infektionsversuche über diese Entwickelung von Rassen bei parasitischen Holzpilzen stehen noch aus.

Um einen näheren Einblick in die Art der Zersetzungserscheinungen der Holzelemente zu gewinnen, ist die Kenntnis dieser Elemente selbst notwendig, und es erscheint daher zweckmäßig zu sein, bei den einzelnen Wirtspflanzen erst einige Worte über das gesunde Holz vorauszuschicken.

II. Spezieller Teil.

1. Alnus incana Medic.

Das Holz der Erle [1]) ist im frischen Zustande weiß, im trockenen bräunlich-rot, seine Jahresringe und Markstrahlen sind undeutlich. Ein Kern fehlt. Nach der mikroskopischen Untersuchung besteht das Holz aus: Gefäßen, Tracheiden, Ersatzfasern, Libriformfasern und Holzparenchym. — Die Gefäße sind zahlreich vorhanden, einzeln oder in Gruppen zu 2—3, seltener mehr auftretend, und sind alle einerlei Art, weder durch Verdickung noch Form voneinander wesentlich verschieden. Ihre Wände führen schmalbehöfte Tüpfel. Der Tüpfelhof hat im Durchmesser 0,003—0,004 mm. — Das Libriform erscheint häufig in radialen Reihen und wird an der Jahresgrenze zu 3—4 englumigen tangentialen Schichten abgeplattet. — Die Markstrahlen sind meist einreihig, selten 2—3 Zellen breit. — Das Holzparenchym ist in der Jahresschicht zerstreut und kann sowohl zwischen den Libriformfasern vorkommen, als auch an Gefäße grenzen. — Die wenigen Ersatzfasern treten nur in der Herbstgrenze auf, ebenso auch die reichgetüpfelten Tracheiden.

Im Holz der im Juni gefällten Bäume war keine Stärke enthalten.

Die Veränderungen, welche das Mycel von Polyporus igniarius am Holz der Erle verursacht, sind sehr charakteristisch. Das weißfaule Holz nimmt den inneren Teil des Stammes ein und ist überall gleichmäßig stark zersetzt; es ist langfaserig brüchig, aber weich, so

[1]) Literatur: Wiesner, Rohstoffe, S. 596. Möller, Anatomie des Holzes, S. 315. Hesselbarth, Anatomie des Holzes, S. 18.

daß man es leicht mit dem Fingernagel eindrücken kann. Seine Farbe ist eine hell bräunlich-rote, mit mehr oder weniger dunkleren Partien. Bei der Längsspaltung treten im Innern zahlreiche, peripher verlaufende rotbraune, sich filzig anfühlende Mycellappen zutage, welche dem Holz eng angeschmiegt sind und eine Dicke von 1—2 mm erreichen können. Zwischen Schwammholz und gesundem Holz findet sich eine olivengrüne bis braune, 1—2 cm breite Zone, „Wundkern“ genannt, die sich durch ihre Härte auszeichnet; sie läuft rings um den zerstörten inneren Splint und spaltet sich bei trockenen Stämmen häufig von dem gesunden Holz ab. In einem der näher untersuchten kranken Bäume hatte das Mycel, um an die Rindenoberfläche zu gelangen, nicht einen Aststummel benutzt, sondern den Wundkern und den gesunden äußeren Splint durchbrochen und das Cambium auf einer Strecke von 2—3 cm getötet. Infolgedessen tritt an dieser Stelle eine Einbuchtung im Stamme auf, in welcher der Fruchtkörper sich entwickelt hat. Die Durchbrechung des Splintes ist nur in der Nähe des Fruchtkörpers, und ein Stück ober- und unterhalb von diesem geht die äußere Einbuchtung wieder in den normalen Umfang des Stammes über. Innerhalb des Schwammholzes treten sehr feine braunschwarze Linien auf und stets findet sich eine etwas dunklere und gröbere Linie zwischen Schwammholz und Wundkern. Diese letztere Linie möge den Namen „Grenzlinie“ führen.

Die mikroskopische Untersuchung zeigt, daß die Farbe und Härte des Wundkerns auf einen goldbraunen (roten), körnigen Körper zurückzuführen ist, welcher die Lumina und Tüpfel der Markstrahlen des Holzparenchyms dicht erfüllt und auch ihre Membranen damit gefärbt hat. Ob der Farbstoff, der nur in der sekundären Lamelle und nicht auch in der primären vorkommt, molekular eingelagert oder nur als Imprägnierung aufzufassen ist, wagt Verfasser nicht zu entscheiden. Da dieser Inhaltsstoff eine wichtige Rolle in den Zersetzungserscheinungen des Holzes spielt, wird unten in einem besonderen Kapitel näher auf ihn einzugehen sein. Der Wundkern stellt das erste Zersetzungsstadium des Holzes dar. Es finden sich in ihm in mäßiger Menge Hyphen, die sich vorwiegend in den Gefäßen aufhalten. Die Hyphen sind meist farblos, 1—2 μ breit, lang und wenig verzweigt; sie können kleine braune Tropfen auf ihrer Oberfläche bergen oder aber in ihrem Lumen kleine stark lichtbrechende Körner oder Körper mit sich führen, die in kurzen Abständen folgen. In der Nähe der Grenzlinie zeigen sich im Kernstoff des Wundkerns Kriechspuren des Mycels, das in ihm versucht hat radial weiter vorzudringen. Diese Hyphen müssen später wieder aufgelöst worden sein, da nur noch ihr genauer Abdruck oder ihre Löcher im roten Körper oder Kernstoff sichtbar sind.

Die Grenzlinie und die übrigen im Schwammholz auftretenden feinen dunkelbraunen Linien verdanken einer höchst merkwürdigen Mycelbildung ihre Entstehung. Die Mycelfäden bilden sowohl im Libriform als auch in den Gefäßen blasenförmige Anschwellungen, die zuweilen klein und isoliert bleiben, in anderen Fällen aber mächtig anschwellen und das ganze Lumen der Zellen blasig-schaumig erfüllen. Ferner ist gerade an der Grenze zwischen Schwammholz und Wundkern eine besonders starke Anhäufung des roten Körpers in hyaliner glasiger Form, der mit den blasigen Hyphen innig vermischt ist. So erklärt sich das scharfe Hervortreten der Grenzlinie. Die anderen braunen Linien sind, wie später noch auszuführen sein wird, ursprünglich ebenfalls Grenzlinien gewesen. Sie liegen jetzt im Schwammholz und der in ihnen sonst vorkommende rote Körper ist vom Pilz zum größten Teil als Nahrung aufgezehrt worden und nur noch Reste von ihm und das blasige, braun gefärbte Mycel, das nachträglich nicht auflösbar ist, sind zurückgeblieben. Daher erscheinen die Linien im Gegensatz zur Grenzlinie feiner, dünner und heller.

Das eigentliche weißfaule Holz tritt makroskopisch dicht bis an die Grenzlinie und den Wundkern heran, mikroskopisch dagegen ist ein allmählicher Übergang von normalen in stark zersetzte Zellen zu beobachten. Pilzhyphen sind in der der beginnenden Zersetzung unterliegenden Holzmasse nur sehr spärlich vorhanden, während sie sich in den angrenzenden, etwas stärker zersetzten Partien des Holzes und zwar hauptsächlich in den Gefäßen und im Libriform, in üppiger Entwicklung vorfinden. Die Zellwände sind im Schwammholz auf feine, häufig unter 1 μ dünne Fäden reduziert, die nur aus der primären Lamelle bestehen, an welcher noch kleine Reste der sekundären Lamelle, insbesondere in den Ecken und Kanten der Zellen, vorkommen. So besteht das Holz aus einem feinen Gerüst von Zellen, das aber seine Starrheit beibehalten hat und kleine Schrumpfungen oder Wellungen zeigt. Es ist bei der Zersetzung keine Bevorzugung irgend eines Teiles im Jahresringe eingetreten, denn auch die letzten Zellen des Herbstholzes, die normal eine starke Verdickung und ein kleines Lumen aufweisen, bestehen nur noch aus der feinen primären Lamelle. Mitten in diesem stark zersetzten Holz haben sich regelmäßig nesterartig einige zusammenhängende oder auch einzelne Zellen des Libriforms mit der gewöhnlichen normalen Membranstärke erhalten, und selbst die tertiäre Lamelle ist zuweilen in solchen Zellen nachweisbar, obwohl ihr Lumen mit dichtem, feinem und farblosem Mycel erfüllt ist. Ebenfalls leisten die Wände der Gefäße und Markstrahlen den Enzymen des Pilzes längeren Widerstand. An beiden Zellelementen bleibt im Schwammholz noch lange die sekundäre Wandung erhalten. Bei den Holzfasern kann schließlich die Mitte der Wandungen ein-

zehner Zellen ganz resorbiert werden, und es kommt auf diese Weise zur Bildung kleiner Löcher im Holz, in denen die Reste der Knotenstellen der Zellen ohne Zusammenhang nebeneinander liegen, um zuletzt ebenfalls aufgelöst zu werden.

Die meisten in den Radialwänden auftretenden Löcher sind auf Auflösung der Tüpfel zurückzuführen; diese zeigen stets ein rundes oder ovales, regelmäßiges Loch im Gegensatz zu dem von Pilzhyphen direkt durchbohrten, welches mehr ausgebuchtet oder ausgefranzt erscheint. Bei beiden Arten der Auflösung kann um die Löcher eine hellere Umrandung auftreten; sie ist wohl in der Weise zu erklären, daß die Radialwand rund um das Loch gleichmäßig durch die Pilzenzyme verdünnt worden ist.

Was die schon makroskopisch deutlich sichtbaren Mycellappen anbetrifft, so ergibt die nähere Untersuchung, daß sie genau in der Jahresgrenze verlaufen und aus einem lockeren Geflecht von unregelmäßig verlaufenden Pilzfäden bestehen. Die Hyphen sind goldbraun gefärbt, 2—4 µ breit, mit engem Lumen, selten verzweigt oder septiert und weisen nie Schnallen auf; sie ähneln somit demselben Mycel, das den Fruchtkörper zusammensetzt, ohne aber in irgend einem näheren Zusammenhang mit diesem zu stehen. Wie schon erwähnt, grenzen die Gefäße des Frühjahrholzes in tangentialer Reihe dicht an die letzten Schichten des Herbstholzes. Die Wände dieser Gefäße sind im zersetzten Holz stellenweise infolge der Volumenverminderung des Holzes gerissen; die dadurch entstandenen tangential verlaufenden Risse sind von den braunen Hyphen, die aus Auszweigungen dünnerer Pilzfäden entstehen, ausgefüllt worden. Durch weiteres Wachstum und Verzweigen dieser Hyphenkomplexe muß schließlich der Druck auf die nächsten Gefäßwände so groß werden, daß sie weiter in tangentialer Richtung längs der Jahresgrenze reißen. Natürlich kann dies in ausgedehnterem Maße nur im stark zersetzten Holz vorkommen; denn weiter nach dem gesunden Holze zu, wo die Zellwände noch fast normale Dicke aufweisen und der Druck in allen nebeneinander liegenden Zellen ein gleichmäßiger ist, können Zerreißungen nur unter besonderen Umständen erfolgen. Die Hyphen der Mycellappen dringen in die nächst angrenzenden Zellschichten des Risses ein und halten auf diese Weise durch ihr Geflecht das durch die Spalten auseinanderweichende Holz zusammen.

Die Durchbrechungszone, d. h. der außerhalb des Wundkerns gelegene Teil des zersetzten Holzes, welche der Pilz im äußeren Splint verursacht hat, um aus dem Stamminnern nach der Rinde zu gelangen und den Fruchtkörper zu bilden, bietet in jeder Beziehung ein ganz anderes Bild dar. Das Holz in diesem Abschnitt ist mit weißen Flecken gesprenkelt und von schmutzig-braunen Streifen

durchzogen, welche dem Holz noch eine gewisse Festigkeit verleihen. Seine Farbe rührt davon her, daß nesterartig den Lumina der Zellen Inhaltsstoffe fehlen, und sie dafür mit einem feinen farblosen Mycel dicht erfüllt sind, oder aber der Kernstoff tritt strichweise sowohl in den Gefäßen als auch im Libriform auf. Die Zellwände zeigen eine sehr häufige Perforation und ihre Lamellen werden nicht im ganzen Umfang gleichmäßig von innen nach außen aufgelöst und dünner, sondern zeigen tief ausgefressene Löcher, welche bis auf die Mittellamelle gehen können. Das ganze mikroskopische Bild erweckt den Anschein, als ob es dem Pilz weniger auf eine regelrechte Zerstörung und Verzehrung des Holzes ankommt, sondern vielmehr nur darauf, den Splint zu töten und Bahn zu schaffen für seine Hyphen, die damit der Fruchtkörperbildung nach außen Platz schaffen sollen. In bezug auf die chemische Veränderung, welche das zersetzte Holz der Erle erleidet, ist hervorzuheben, daß sowohl die bis auf die primäre Lamelle reduzierten Zellen als auch die Reste der sekundären Lamelle mit Clorzinkjod deutlich gelb-rote Färbung, die auch bei Behandlung von 48 Stunden sich nicht verändert, aufweisen. Es geht somit bei Alnus der Auflösung der Zellwände kein Zellulose-Stadium voraus.

2. Betula alba L.

Das Holz der Birke[1]) ist dem der Erle sehr ähnlich. Mit unbewaffnetem Auge erkennt man nur die Jahresringe als feine dunklere Linien. Die Jahresgrenze wird weniger durch Verdickung als durch die in radialer Richtung zusammengedrückten Herbstholzzellen und durch größere Gefäße im Frühlingsholz markiert.

Das Holz besteht aus Gefäßen, Tracheiden, Libriformfasern, Ersatzfasern und Holzparenchym. — Die Gefäße sind durch die ganze Breite des Jahresringes zu finden und lassen in den engen Holzstrahlen eine radiale Anordnung erkennen. Sie stehen selten vereinzelt, meist stehen mehrere besonders im ersten Frühjahrsholz, eine kurze radiale Reihe bildend, nebeneinander. Die Gefäßwand ist sehr dicht mit kleinen Poren (0,0017 mm breit) besetzt und ohne Spiralverdickung; ihre quere Scheidewand ist leiterförmig durchbrochen und stark geneigt. — Die engen, nur im Herbstholz auftretenden Tracheiden sind in ihrer Lage von den Gefäßen abhängig und werden von Carl Sanio nur als eine Modifikation derselben betrachtet. — Das Holzparenchym kommt in allen Schichten des Jahresringes sowohl zwischen den Ge-

[1]) Literatur: Wiesner, Rohstoffe, S. 598. Möller, Anatomie des Holzes, S. 316. Hesselbarth, Anatomie des Holzes, S. 15. Solereder, Systematische Anatomie, S. 894, dort auch die gesamte übrige Literatur.

fäßen als zwischen den Libriformfasern vor; in der Regel sind die beiden letzten am Schluß der Vegetationsperiode gebildeten Holzelemente Holzparenchymzellen. — Die Markstrahlen sind 1—3-reihig, stehen untereinander durch kleine Poren in Verbindung und führen besonders bei einer Angrenzung gegen Gefäße eine reiche Tüpfelung. — Die Hauptmasse des Holzes wird von den Libriformfasern gebildet, mäßig verdickte und mit wenigen Hoftüpfeln versehene Zellen, die im Herbstholz von den ebenfalls spärlich getüpfelten Ersatzfasern abgelöst werden.

Somit stimmt das Holz von Alnus und Betula sowohl in Form und Größe der Elemente als auch im Bau der Herbstgrenze miteinander ziemlich überein. (Zur Unterscheidung von beiden hat man daher stets die Hoftüpfel an Gefäßwänden, wo gegenseitige Berührung derselben stattfindet, zu messen, während andere Merkmale sehr variabel sind.)

Das gelbliche oder rötlich-weiße Holz der Birke wird durch Polyporus igniarius in eine gleichmäßig gelb-weiße, weiche Masse zersetzt, die von wenigen, bis 10 cm langen und ca. 0,5—1,0 mm dicken goldbraunen Mycelhäuten in genauer Längsrichtung durchzogen wird. Die braun-schwarzen Linien treten im Gegensatz zu Alnus an Zahl zurück. Das Schwammholz wird von einem dunkel-aschgrauen Wundkern umschlossen und zwischen beiden findet sich die dunkelbraun-schwarze Grenzlinie.

Der Pilz hat bei einem der untersuchten Bäume den Splint durchbrochen und das Cambium getötet. Aus der dadurch entstandenen Einbuchtung kann ein Alter von 14 Jahren für den Fruchtkörper bestimmt werden; dabei wird vorausgesetzt, daß das Mycel schon länger im Stamminnern vegetiert hat.

Die chemischen Veränderungen der Holzzellen unter dem Einfluß des Pilzes lassen sich in folgenden Tabellen wiedergeben:

1. Phloroglucin-Salzsäure-Reaktion.

	a) gesundes Holz	b) weißfaules Holz
prim. Lamelle	tief violett-rot	blaßrot
sek. „	schwach violett-rot (Schichtenbildung)	kirschrot
tert. „	braun	meist schon aufgelöst

2. Cellulose-Reaktion mit Chlorzinkjod.

prim. Lamelle	hellgelb	gelb
sek. „	schwach rot-braun (Schichtenbildung)	gelb-braun
tert. „	dunkelviolett	—

3. Mäulesche Kaliumpermanganat-Salzsäure-Ammoniak-Reaktion.

	a) gesundes Holz	b) weißfaules Holz
prim. Lamelle	rot bis schwach violett	rot
sek. „	rot	rot
tert. „	gelb, blaß violett oder ungefärbt	—

Nach diesen Tabellen besteht im gesunden Holz die primäre und sekundäre Lamelle neben Zellulose aus den inkrustierenden Substanzen Hadromal (Czapek) und Lignin (Mäule) und die tertiäre Lamelle vorwiegend aus reiner Zellulose. Im weißfaulen Holz wird die Reaktion auf Hadromal bedeutend schwächer und es läßt sich daraus schließen, daß bei der durch Polyporus igniarius verursachten Fäule am Birkenholz das Hadromal schneller von den Pilzenzymen gelöst wird, als das durch Kaliumpermanganat nachweisbare Lignin. Diese Beobachtung stimmt mit der von Lindroth untersuchten Zersetzung des Birkenholzes durch Polyporus nigricans überein; jedoch gibt er weiter an, daß schließlich auch das Lignin nicht mehr nachweisbar sei. In diesem Punkt besteht eine beträchtliche Abweichung von Polyporus igniarius: Selbst die feinsten Zellwände, bei denen auch die primäre Lamelle bereits teilweise resorbiert worden ist, zeigen nie eine Zellulose-Reaktion, sondern behalten auffallend lang die Fähigkeit bei, sich mit Kaliumpermanganat zu färben.

Was das Mycel des Pilzes betrifft, so besteht es im Wundkern aus vereinzelten 2—3 μ dicken farblosen Hyphen, die in gerader Richtung die Zellen durchbohren, ohne sich in der Zellwand zu verdünnen, aber sonst keine weiteren Zersetzungserscheinungen hervorrufen. Die in der Grenzlinie zwischen Schwammholz und gesundem Holz vorkommenden Mycelfäden können durch die Ansammlung des Kernstoffes braun-rot gefärbt sein und blasige Formen annehmen. Dagegen ist der angrenzende zersetzte Teil des Holzes in den meisten Zellen von einer üppig entwickelten, dicht filzartig erscheinenden, sehr feinen und farblosen Mycelmasse erfüllt, welche nur in den engen Lumina der letzten abgeplatteten Herbstholzschichten fehlen kann. Die Zersetzung des Holzes kann entweder der bei Alnus gleichen, d. h. nach Verschwinden der tertiären Lamelle folgt ein gleichmäßiges Resorbieren der sekundären Wandverdickung, oder aber sie setzt an verschiedenen Stellen der Zellwände ein. Während auf der einen Seite ein und derselben Zelle die sekundäre Lamelle noch normal erhalten ist, kann sie auf der entgegengesetzten schon bis an die primäre Lamelle reduziert sein. Eine dritte, aber seltener auftretende Art der Zersetzung geht von den Kanten der Zellen aus, welche zuerst zerstört werden, indem sie entweder perforiert oder aber resorbiert werden, sodaß es

dem Pilz auf eine schnellere Weise gelungen ist, die Lumina mehrerer zusammenhängender Zellen zu einem gemeinsamen Hohlraum zu vereinen.

Bei der Birke scheint in der Zersetzung eine Bevorzugung des Frühjahrholzes zu bestehen[1]). Indem seine etwas dünnwandigen Zellen stärker zerstört werden, tritt hier nach kurzer Zeit das feine weiße Mycel zurück und wird von dickeren braunen Hyphen ersetzt, welche vielleicht durch Ausscheidungsprodukte derselben den Zellmembranen eine schwach rot-braune Färbung verleihen. Durch üppige Entwicklung dieser Hyphen in der jüngsten Frühjahrszone kann sich allmählich die ganze Holzmasse einiger Jahresringe in senkrechte, mit den Grenzen der Jahresringe parallel laufende Schichten oder Blätter trennen, und diese offenen Spalten werden sofort von dicken braunen Hyphen eingenommen, welche zwar Sommer- und Herbstholz noch weiter auseinander drängen, aber infolge ihrer festen Verflechtung beide doch zusammenhalten. Auf diese Weise entstehen die makroskopisch deutlich sichtbaren, im weißen Schwammholz durch ihre goldbraune Farbe sich scharf abhebenden Mycellappen, welche genau senkrecht in der Längsrichtung des Stammes verlaufen. Die braunen Hyphen haben die Eigenschaft, sich zuweilen mehrere zu gemeinsamen dickeren Fäden zu verschlingen, die noch durch das Hinzutreten des roten Körpers als Kittsubstanz verfestigt werden. Gelangen sie von den Mycellappen aus eine Strecke weit in die Markstrahlen des Frühjahrsholzes, so können sie durch Seitendruck diese zum Auseinandersprengen bringen und neue kleinere sekundäre Mycellappen hervorrufen, die ihrerseits wieder senkrecht auf den großen Mycellappen zu liegen kommen.

Kernstoff fehlt im Schwammholz fast vollständig. Ob er dem Pilz als Nahrung gedient hat und bereits verzehrt worden ist, läßt sich mit Bestimmtheit nicht angeben. Er tritt nur in Gemeinschaft mit dem blasigen Mycel in den braun-schwarzen Linien auf, welche sowohl in senkrechter, als in horizontaler Richtung das Schwammholz durchziehen und auf Längsschnitten zackige Formen annehmen.

Grenzt das Schwammholz bis an die Rinde heran, so dringen die Hyphen auch in diese hinein und verursachen durch enzymatische Ausscheidungen das Erweitern der einfachen Tüpfel der Markstrahlen und der Siebröhren. Durch haufenartige Mycelpolster, an der sich

[1]) Alle bisher an der Birke untersuchten Pilze (Polyporus nigricans, betulinus, laevigatus, pinicola, lepideus, Merulinus lacrymans) haben die gleiche Eigenschaft, das Frühjahrholz stärker zu zersetzen als das festere Herbstholz, sodaß es zu einer Trennung der ersten Zellschicht des Frühjahrholzes von der letzten Zellschicht des Herbstholzes kommt.

sehr feine farblose und auch dickere braune Hyphen untereinander gemischt beteiligen, wird das Periderm und somit die sekundäre Rinde zerrissen und die Möglichkeit zur Bildung eines Fruchtkörpers gegeben.

3. Carpinus Betulus L.

Das Holz[1]) ist gelblichweiß und zeigt weder Kern- noch Reifholz (Nördlinger). Die Jahresgrenze ist nicht scharf und teilweise nur an der helleren Frühjahrzone erkennbar. Die Jahresringe sind stark grobwellig.

Bei mikroskopischer Untersuchung von Querschnitten zeigen die die Hauptmasse des Holzes bildenden in radialer Anordnung verlaufenden Holzzellen stark verdickte sekundäre Wandungen, welche nach dem Lumen zu von einem dünnen Häutchen belegt werden. An der Jahresgrenze werden die 2—3 letzten Schichten von Libriformfasern tangential abgeflacht und führen dann ein ziemlich enges Lumen; ihre Tüpfel sind spärlich, klein und behöft. — Die radialen Reihen oder Gruppen von Gefäßen enthalten selten mehr als fünf Tracheen. Es lassen sich zwei Arten aufstellen: Die großen Gefäße sind durch den Jahresring zerstreut und sind dort, wo sie an niedrige Formen angrenzen, mit rechtsläufigen Spiralen und winzigen Tüpfeln, wie sie dem Libriform zukommen, versehen; da wo sie aneinander angrenzen, zeigen sie gehöfte Tüpfel ohne Spiralen. Die kleinen Gefäße finden sich gruppenweise in dem Herbstholz und ihre Membran führt reichliche Tüpfel und Spiralen. Die Perforation ist allgemein mittels länglicher Löcher. Thyllen sind im gesunden Holz nicht beobachtet worden. — Die tangential abgeplatteten Spätholztracheiden kommen spärlich in wenigen Zellreihen vor und sind dann radial angeordnet; sie besitzen nur unmerklich dickere Zellwände als das übrige Libriform. — Das Holzparenchym tritt entweder einzeln im Jahresring zerstreut auf oder in welligen, unterbrochenen, einschichtigen Tangentialreihen. Die Markstrahlen sind 1—3-schichtig; die makroskopisch breit erscheinenden Markstrahlen sind unecht, d. h. sie entstehen durch das Zusammentreten zahlreicher schmaler Markstrahlen zu einem komponierten Strahle, in welchem die Gefäße fehlen.

Das Mycel des Polyporus igniarius vegetiert im Holz der Weißbuche vorwiegend im inneren Splint und verwandelt das Holz in eine sahnefarbige Masse, die gegen das gesunde Holz von einem hell umbrabraunen Wundkern abgegrenzt wird. Gelingt es den Hyphen, außer-

---

[1]) Literatur: Sanio, Vergleichende Untersuchungen, S. 404. Wiesner, Rohstoffe, S. 599. Möller, Anatomie des Holzes, S. 321. Hesselbarth, Anatomie des Holzes, S. 27.

halb des Wundkerns auch den äußeren Splint und die Rinde zu durchbrechen, so kann an der Oberfläche des Baumes ein Fruchtkörper gebildet werden. Dabei muß notwendiger Weise eine Strecke weit das Cambium mit getötet werden und bei fortdauerndem Dickenwachstum ist die Folge, daß eine lokale Einbuchtung des Stammumfanges entstehen muß. (Fig. 2.) Auf diese Weise wurden für das Alter eines Fruchtkörpers an einer Weißbuche 27 Jahre festgestellt. Bei einem Querschnitt eines erkrankten Stammes mitten durch den Fruchtkörper erkennt man mehrere mehr oder weniger konzentrisch angeordnete Wundkernringe, die nach dem Fruchtkörper zu zum Teil durchbrochen sind und zwischen denen zersetztes Holz sich findet. (Fig. 1.) Alle diese Wundkerne werden ebenso wie die zersetzte Durchbrechungszone im äußeren Splint von einem breiteren, noch gut erhaltenem Wundkern umrahmt. Während das gesamte gesunde Holz in Markstrahlen und Parenchymzellen in Fülle Stärkekörner aufzuweisen hat, fehlen diese bereits vollständig sowohl im äußersten Wundkern als auch in dem innerhalb des Schwammholzes gelegenen Wundkernringen und lassen sich auch nie in zersetztem Holze nachweisen. Diese Tatsache weicht erheblich von den Beobachtungen Marzells[1]) ab, welcher ebenfalls durch Polyporus igniarius infiziertes Carpinusholz untersucht und gefunden hat, „daß das Mycel den in den Zellen des Holzparenchyms und der Markstrahlen befindlichen bräunlichen Inhalt nach und nach aufzehrt, sodaß die zersetzte Holzmasse die braune Färbung mehr und mehr verliert und eine gelblich-weiße annimmt. Mit diesen Vorgängen geht ein Verschwinden der Stärkekörner Hand in Hand, es erfolgt eine sukzessive Auflösung derselben.“ Durch eigene Beobachtungen aber ist festgestellt worden, daß ein sofortiges Verschwinden der Stärke bereits dort zu erkennen ist, wo makroskopisch eine Verfärbung des Holzes sichtbar wird, d. h. bei dem Auftreten eines Wundkerns. An Stelle der Stärke ist der Wundkern in Gefäßen, Libriform und Parenchym dicht mit dem roten Körper erfüllt; auch können in ihm wie im Schwammholz Thyllen auftreten, welche durch ihre Membrandicke (bis 5 μ) und Häufigkeit auffallen. In einzelnen Gefäßen liegen die großen Thyllen dicht eine an die andere anschließend hintereinander und sind im Wundkern mit Kernstoff, im Schwammholz von feinem Mycel vollgepfropft. In der Perforation durch Hyphen verhalten sie sich im weißfaulen Holz genau so wie Zellmembranen, indem sie ebenfalls auf geradem Wege durchbohrt und die Löcher nachträglich erweitert werden. Auf Querschnitten haben derartige zersetzte Thyllen siebartiges Aussehen. Mycel fehlt in den Wundkernen vollständig und die Auflösung der Stärke oder die Bildung des roten Kernstoffes muß

---

[1]) Marzell, S. 11.

Enzymen zugeschrieben werden, welche von Hyphen aus dem inneren Schwammholz stammen und nach außen verschwemmt worden sind.

Die ersten Hyphen treten erst in der Grenzlinie auf, jener dunkel schwarz-braunen Linie zwischen Wundkern und Schwammholz. Sie sind wie bei Alnus und Betula mit dem Kernstoff eng vermischt und können blasige oder andere unregelmäßige Formen annehmen. Infolge der besonders starken Anhäufung des roten Körpers in der Grenzlinie sind auch die Membranen ihrer Zellen, insbesondere die sekundäre Lamelle, stark rotbraun gefärbt.

Das Schwammholz nimmt, wie schon erwähnt, den inneren Teil des Stammes ein. Bei einem Querschnitt in der Höhe des Fruchtkörpers wird es durch die auftretenden mehr oder weniger konzentrisch verlaufenden Wundkerne in mehrere Zonen geteilt, die sich makroskopisch durch Farbe und Härte und mikroskopisch durch die Art der Zersetzung wesentlich unterscheiden. Die eine Zone — sie möge die erste Zersetzungszone genannt werden — entspricht dem Schwammholz, welches ober- und unterhalb vom Fruchtkörper im inneren Splint verläuft und den eigentlichen Schwammkern darstellt.

Die dem Fruchtkörper am nächsten gelegene Zone — die dritte Zersetzungszone — ist die eigentliche Durchbrechungszone, die vom inneren Schwammkern aus in schmalem Streifen den Splint durchbrochen hat und auf einem Spalt oder Riß der Rinde an die Stammoberfläche gekommen ist und die Bildung des Fruchtkörpers bewirkt hat.

Zwischen beiden tritt die zweite Zersetzungszone auf, die, wie noch unten zu erörtern sein wird, ein Mittelding zwischen beiden darstellt.

Das Holz der dritten Zersetzungszone ist fast schneeweiß und noch erheblich hart. Die mikroskopische Untersuchung zeigt von der gewöhnlichen Zersetzungsart abweichende Bilder (Fig. 15). Auf Querschnitten sieht man, daß die Membranen des Libriforms, in denen Hyphen sitzen oder vorhanden waren, von innen her abgefressen sind. Sie schwinden nicht auf der ganzen Fläche gleichmäßig, sondern nur an den Stellen, wo sich Hyphen angeschmiegt haben, erscheinen tief ausgefressene Löcher, welche bis auf die Mittellamelle gehen können. Da die Hyphen sich an den breiten Wandflächen viel leichter anschmiegen können, als etwa in den Kanten, so erscheinen auch hier zuerst die eingefressenen Löcher, die anfangs klein sind und sich allmählich vergrößern. Wenn das Ausfressen der sekundären Lamelle noch in den Anfangsstadien sich befindet, so bietet ein Querschnitt ein außerodentlich eigentümliches Bild: Man meint ein collenchymähnliches Gewebe mit verdickten Kanten vor sich zu haben. Hand in Hand mit dem Dünnerwerden der Zellen durch chemische Auflösung

geht die mechanische Zerstörung durch Perforation der Hyphen und Bildung von Rissen. Stellenweise können die Wandungen der Holzzellen und Gefäße so zahlreiche Durchbrechungen aufweisen, daß sie auf Längsschnitten ein fast siebartiges Aussehen darbieten. An anderen dickwandigen Libriformfasern erkennt man von rechts nach links emporsteigende Risse, welche nicht direkt durch den Pilz, sondern durch eine Volumverminderung der Holzmasse veranlaßt worden sind. Die Risse in den Libriformwandungen können teils von den Bohrlöchern, teils von den Tüpfeln ausgehen, parallel angeordnet sein oder auf einander senkrecht stehen. Schwarz-braune Linien fehlen in dieser Zone vollständig. Das vorkommende Mycel ist stets farblos und kann aus dickeren, einzelnen und aus feineren, sehr dünnen Hyphen bestehen, welche in ungeheurer Dichte polsterartig das Lumen aller Zellen ausfüllen und zum Teil die weiße Farbe bedingen. Die durch Perforation der Hyphen entstandenen Löcher werden von den Enzymen nachträglich noch erweitert; ebenfalls können die Tüpfel von letzteren ohne vorhergegangene Durchbohrung aufgelöst und erweitert werden. Vereinigen sich diese auf zwei Arten entstandenen Löcher zu größeren Hohlräumen in den Zellwänden, so zeigt der noch übrigbleibende Rest der Wände ein anderes chemisches Verhalten gegen Reagentien. Während der größte Teil der zerstörten Zellen mit Chlorzinkjod schön rot-gelb gefärbt wird, zeigen die erwähnten Bruchstücke eine purpurrote Farbe; bei Einwirkung von Phloroglucin und Salzsäure oder Kaliumpermanganat treten dagegen keine wesentlichen Unterschiede auf.

Die erste unterschiedene Zersetzungszone ist der ursprüngliche eigentliche Teil des Schwammholzes, welcher in der Zersetzung am weitesten vorgeschritten ist. Das Holz ist sehr weich, gelblich-weiß mit dunkleren braunen Flecken und kurzen zahlreichen, in radiärer Richtung verlaufenden dünnen, rotbraunen Mycelhäuten erfüllt. In der Mitte des Stammes muß die Zersetzung des Holzes langsam und sehr gleichmäßig vor sich gegangen sein. Die Membranen der Zellen sind im ganzen Umfang des Lumens gleichzeitig und ganz regelmäßig aufgelöst (Fig. 16), und es ist von ihnen weiter nichts als die Mittellamelle übrig geblieben. Diese setzt den Enzymen ein stärkeres Hindernis entgegen und wird erst spät ebenfalls resorbiert, indem sie schließlich zu feinsten Wänden von 1 μ oder noch darunter reduziert wird, welche häufig ganz unverletzt bleiben mit Ausnahme der Stellen, wo Tüpfel aufgelöst sind. In diesem Stadium sind die Zellen von dem feinen farblosen Mycel dicht erfüllt; sobald es verschwindet — wahrscheinlich aus Nahrungsmangel — treten an seine Stelle dicke braune Hyphen, die strangartig das Lumen des Libriforms durchziehen und durch Ausscheidungen streckenweise den Wänden eine braune Färbung verleihen. Auf die Weise entstehen rotbraune Flecke im

Schwammholz. Sobald die braunen Hyphen in größerer Masse auftreten, vermögen sie infolge starken Wachstums die Zellen und die auf die primäre Lamelle reduzierten Zellwände zu durchsprengen und die entstehenden Lücken durch ein pseudoparenchymatisches Geflecht anzufüllen. Aber während bei Alnus und Betula die Mycellappen in tangentialer Richtung verlaufen, entstehen sie bei Carpinus, wo alle Zellelemente im Jahresring gleichartig zerstört werden und nur die Markstrahlen auffallend langen Widerstand leisten, in radialer Richtung, indem das Libriform sich längs der Markstrahlen ablöst. Die Mycelhäute sind nur kurz, folgen in dichten Abständen und bewirken in stark zersetztem Schwammholz die Zerbröckelung des Holzes in schmale, kurze und blättrige Schichten.

Die chemischen Vorgänge im Schwammholz mögen aus einer Zusammenstellung des Verhaltens gesunden und weißfaulen Carpinusholzes gegenüber den drei Reagentien erläutert werden.

1. Phloroglucin-Salzsäure-Reaktion.

a) Gesundes Holz: Die Wände der Gefäße und Tracheiden sind stark gefärbt. Beim Libriform ist die primäre Lamelle kirschrot, die sekundäre schwach blaßrot und die tertiäre Lamelle teils ungefärbt, teils braunrot gefärbt.

b) Weißfaules Holz: Die Schnitte sind nach der Behandlung mit Phloroglucin und Salzsäure weniger intensiv rot. Die Wände der Gefäße und Tracheiden sind noch erheblich rot gefärbt. Das Libriform, das meist nur aus der primären Lamelle besteht, zeigt eine Abnahme in der Intensität der Färbung, aber auch die aufs dünnste reduzierte Zellwand der primären Lamelle zeigt noch eine Reaktion.

2. Mäule'sche Kaliumpermanganat-Salzsäure-Ammoniak-Reaktion.

a) Gesundes Holz: Durch diese Färbemethode werden die Wände der Holzelemente schön weinrot gefärbt. Trifft man die richtige Konzentration und Zeit, so lassen sich auch die Lamellen des Libriforms durch Farbenunterschiede genauer unterscheiden. Es wird

†) Die primäre Lamelle: dunkel-rot

††) Die sekundäre Lamelle: weinrot

†††) Die tertiäre Lamelle: bleibt ungefärbt.

b) Weißfaules Holz: Durch längere Einwirkung der anzuwendenden Reagentien kann dieselbe Farbenintensität wie im gesunden Holz erhalten werden. Besonders die Markstrahlen behalten lange die Fähigkeit, sich rot zu färben. Ein Unterschied in der Stärke der Farbe zwischen Früh- und Spätholz tritt nicht auf.

Vergleicht man die zwei Reaktionen, so scheinen beide Substanzen,

das Lignin Mäules und das Hadromal Czapeks, von den Enzymen ausgesogen zu werden und zwar in gleicher, aber sehr geringer Menge.

3. Zellulose-Reaktion mit Chlorzinkjod.

a) Gesundes Holz: Die feine tertiäre Wandschicht ist aus reiner Zellulose; die übrigen Lamellen werden infolge der Einlagerung von inkrustierenden Substanzen deutlich gelb-rot gefärbt.

b) Weißfaules Holz: Nur in wenigen Fällen zeigen einige Zellen, deren Radialwände stark zerstört sind und als Fetzen oder Reste in das Lumen der Zellen hineinragen, rot-violette Färbung. In der Regel aber behalten alle Holzelemente eine intensive Gelbfärbung und auch die unter 1 μ dünnen reduzierten primären Lamellen werden noch gefärbt. Dieselbe Erscheinung, daß die Zellulose-Reaktion nicht oder nur sehr undeutlich hervortritt, hat auch Neger[1]) bei der Irpex-Weißfäule an Weißbuchenholz beobachtet und er erklärt sie in der Weise, daß „die tertiäre Lamelle, welche aus fast reiner Zellulose besteht, eben längst gelöst ist, in der sekundären hingegen, sowie in der primären Lamelle das inkrustierende Hadromal nicht in höherem Grade der Auflösung anheimfällt, als die Zellulose, also auch weiterhin die Zellulose-Reaktion verdeckt.“

Zwischen dem eigentlichen Schwammholz im Innern des Stammes (1. Zersetzungszone) und der Durchbrechungszone (3. Zersetzungszone) findet sich die zweite Zone, welche sowohl makroskopisch (Färbung, Härte) als auch mikroskopisch eine Zwischenstellung einnimmt. Die Zellwände sind nicht so häufig und unregelmäßig durchbrochen wie in der ersten Zone, sondern die Perforation findet in mäßiger Weise vorwiegend in radialer Richtung durch die Tüpfel statt. Diese werden gleichmäßig von innen aus aufgelöst, und es bleiben eine gewisse Zeitlang zarte konzentrische Kreise sichtbar, welche die verdünnte Wand des Linsenraumes begrenzen. Später verschwinden auch sie völlig, ohne daß vorher, wie bei vielen Polyporeen zu beobachten ist, die Randringe herausfallen. Die Radialwände des Holzparenchyms fallen durch zahlreiche kleine Löcher auf, welche in erster Linie nicht auf Perforationen zurückzuführen sind, sondern auf nachträgliche Erweiterungen der feinen einfachen Tüpfel, indem sich durch vollständige Auflösung des braunen Zellinhaltes in diesen Zellen eine äußerst üppige Entwickelung eines zarten Mycels entfalten konnte. Verschmelzen die Löcher miteinander, so können Hohlräume entstehen, die über die ganze Radialwand der Parenchymzelle reichen und die dann von den Markstrahlen zusammengehalten werden.

---

[1]) Neger, Neue Beobachtungen an einigen auf Holzgewächsen parasitisch lebenden Pilzen, S. 91.

Diese auffallende Verschiedenheit bei den Zersetzungserscheinungen läßt sich biologisch in der Weise erklären, daß in der ersten Zone das feine farblose Mycel nur langsam vorgedrungen ist und die sekundäre Lamelle gleichmäßig und sorgfältig resorbiert hat; in der Durchbrechungszone ist es dagegen dickeren Hyphen gelungen, die Zellen des äußeren Splintes zu töten und sie zahlreich zu durchbohren, und da es dem Mycel in erster Linie auf die Bildung des Fruchtkörpers ankommt, ist bei der schnelleren Art und Weise der Zersetzung die Auflösung der Membranen sehr unregelmäßig. Als ein allmähliches Vordringen der ersten Zone in radiärer Richtung und somit als ein Zunehmen des inneren Schwammholzteiles ist die zweite Zone aufzufassen, und sie vermischt somit die beiden zuerst genannten Prozesse der ersten und dritten Zone.

4. Populus tremula L.

Die Pappel[1]) gehört zu den Splintbäumen; ihre Holzelemente sind: Gefäße, Tracheiden, einfaches Libriform, Ersatzfasern und Holzparenchym.

Das Grundgewebe wird von einem mäßig verdicktwandigen, fast radial angeordneten Libriform gebildet; darin sind zahlreich die einzeln oder in kleinen Gruppen zu 2—3 liegenden Gefäße eingelagert. Diese sind innerhalb einer Gruppe stets radial angeordnet, meistens einerlei Art, weder durch Verdickung noch Form von einander wesentlich verschieden und führen keine Spiralen. Die Tracheiden sind in ihrer Lage von den Gefäßen abhängig und erscheinen nach Sanio nur als eine Modifikation derselben. Die Markstrahlen[2]) verlaufen häufig schwach gekrümmt und bestehen stets nur aus einer Zellreihe. Die äußeren Zellen jedes Markstrahles sind von den inneren, ähnlich wie bei der Kiefer, verschieden. Die beiden letzten Schichten im Herbstholz bestehen aus Holzparenchym und Ersatzfasern, dünnwandigen Zellen mit schmalem Lumen, welches wie die Markstrahlen mit körnigem, braunem Inhalt erfüllt ist.

Bemerkenswert ist das Auftreten einer dickeren tertiären Lamelle im Libriform. Diese Verdickungsschicht findet sich häufig nicht auf

---

[1]) Literatur: Wiesner, Rohstoffe, S. 609. Möller, Anatomie des Holzes, S. 330. Strasburger, Leitungsbahnen, S. 212.

[2]) Sostaric (S. 1216) hat bei Populus tremula außer den gewöhnlich vorkommenden einreihigen Markstrahlen, die aus parenchymatischen Zellen bestehen, auch mehrreihige gefunden, welche aus sklerenchymatischen Elementen zusammengesetzt und entweder nur mäßig oder öfters gar bis zum gänzlichen Schwinden des Lumens verdickt sind. Diese Art von Markstrahlen hat Verfasser nirgends angetroffen und hält sie für vereinzelt vorkommende abnorme oder pathologische Erscheinungen.

allen Seiten der Jahresringe und auch nicht in allen Jahresringen, in welchem Falle dann die Holzfasern die gewöhnliche Verdickung zeigen, nämlich eine primäre Membran, eine sekundäre Ablagerung und eine sehr schmale sich mit Chlorzinkjod gelbfärbende tertiäre Lamelle. Außerdem verhalten sich die verschiedenen Arten von Populus in der Häufigkeit und Art des Vorkommens jener Schicht sehr verschieden. Nach ihrer Dicke richtet sich die Dicke der sekundären Ablagerung, ist sie stärker vertreten, so nimmt die Dicke der sekundären Ablagerung ab und ist manchmal auf Null reduziert, in welchem Falle auf die primäre Membran unmittelbar diese tertiäre Ablagerung folgt. Häufig ist sie teilweise abgelöst und liegt dann zusammengeschrumpft oder gewunden im Lumen der Zelle. Mit Chlorzinkjod wird die gallertartige Lamelle tief rot-violett gefärbt.

In kranken Bäumen ist der Wundkern zwischen gesundem und weißfaulem Holz rotbraun und relativ schmal (2—3 mm); im Gegensatz zu den vorher beschriebenen Baumarten stellt er ein weitgehendes Zersetzungsstadium dar. (Fig. 3.) Die Gefäße in ihm sind reichlich mit Thyllen versehen, welche wie die Markstrahlen mit rotem Kernstoff stark erfüllt sind. Das Mycel stellt eine besonders interessante Modifikation dar, die allein nur im Wundkern vorkommt: Es ist rotbraun gefärbt, breit und abgeplattet (meist 4—6 μ breit, vereinzelt sogar bis 12 μ) und mit kleinen stark lichtbrechenden weißen oder roten Körnchen oder mit tropfenartigen Ausscheidungen dicht besät. Die Hyphen unterscheiden sich von den im Mycellappen oder Fruchtkörper vorkommenden braunen Hyphen durch deutliche Septierungen und dünnere Wände. Ihre Nahrung entnehmen sie teils aus dem Kernstoff, teils aus Gerbstoffen, die aber im Innern der Pilzfäden sofort chemische Umsetzungen erleiden müssen, da das Mycel auf Eisenlösungen nicht reagiert. Die Zersetzungserscheinungen der Wundkern-Hyphen sind in erster Linie die Perforationen; die Hyphen halten sich in allen Holzelementen, sowohl im Libriform als auch in den Gefäßen, meist einzeln auf und verbreiten sich horizontal, sodaß auf einem Querschnitt ziemlich häufig der Verlauf einer einzigen Hyphe über einen ganzen Jahresring und darüber hinaus zu verfolgen ist. Bei der Perforation verjüngt sich, wie es von Hyphen anderer Pilzarten bereits bekannt ist, dieses Mycel nicht und verursacht infolge seiner Breite von vornherein große Löcher, die später noch erheblich erweitert werden. Gegen das Schwammholz ist der Wundkern durch die Grenzlinie geschieden, in welcher sich innerhalb einer starken lokalen Anhäufung verdickte braune Hyphen, wie sie in gleicher Form im Fruchtkörper oder Mycellappen auftreten, vorfinden.

Die Zersetzung des eigentlichen Schwammholzes ist mikroskopisch betrachtet über eine größere Fläche keine gleichmäßige und es lassen

sich, durch Übergänge verknüpft, zwei Arten der Zerstörung unterscheiden: Dickere, breitere, farblose Hyphen durchbohren in großer Zahl vorwiegend einen bestimmten Zellkomplex und bringen die Wände zum Zerfall, sodaß in kleinen Hohlräumen Reste derselben umherliegen. Durch Hinzukommen des feinen farblosen Mycels werden die Hohlräume ausgefüllt und die Zellstücke resorbiert. Die zweite Zersetzungsart ähnelt der von Carpinus Betulus. Mitten zwischen fast normalen Zellen finden sich Nester zersetzen Holzes, deren Membranen bis auf die Mittellamellen reduziert sind und nur wenige Perforationen zeigen. Da sich an solchen Stellen nur selten Hyphen vorfinden, so muß angenommen werden, daß die Pilzfäden wieder bereits aufgelöst worden sind und vielleicht nur ihre Enzyme zurückgelassen haben, welche die nur langsam vor sich gehende weitere Verdünnung der primären Lamellen zu bewirken haben. Auch in chemischer Beziehung unterscheiden sich beide Fälle auf das wesentlichste. Bei der zuletzt erwähnten langsamen Auflösung der Zellen von innen nach außen tritt mit Chlorzinkjod stets deutliche Gelbfärbung, also Holzreaktion ein, während die durch die häufigen Perforationen stark zerstückelten Zellmembranen mit demselben Reagens interesessante Farbenübergänge von rot-violett, violett bis blau zeigen. Demnach beruht die Zersetzung des Holzes durch Pilzhyphen auf mechanischer und chemischer Wirkung. Diese anatomischen Beobachtungen werden durch die chemischen Untersuchungen Czapeks[1]) bestätigt, der festgestellt hat, daß die Pilze mindestens zwei verschiedene Fermente ausscheiden, deren eines die im Holze vorliegende Verbindung in Hadromal und Zellulose spaltet, während das andere die frei gewordene Zellulose löst, also die Zellmembranen zersetzt. Das erstere Ferment — von Czapek Hadromase genannt — isoliert das Hadromal, d. h. den Träger der Lignin-Reaktion, und dieses wird vom Pilz anscheinend zuerst aufgenommen, sodaß bei stark perforiertem Holz deutliche Zellulose-Reaktion zutage tritt. Bei der zweiten Zersetzungsart werden durch das die Zellulose lösende Ferment — Cytase — die inkrustierenden Substanzen und die Zellulose zersetzt und beide gleichzeitig resorbiert, und es bleiben als Rückstand unzersetzte Teile der Membranwände zurück, die mit Kaliumpermanganat- oder Phloroglucin-Färbungen deutliche Holz-Reaktion aufweisen.

Bei der chemischen Veränderung des Holzes muß eine Tatsache noch erwähnt werden, die eine ähnliche Parallele beim Hausschwamm (Merulius lacrymans)[2]) findet. Bei den stark verdünnten, aber wenig perforierten Seitenwänden wird — besonders schön bei Färbungen mit

---

[1]) Czapek, Zur Biologie der holzbewohnenden Pilze, S. 166.

[2]) R. Hartig, Der echte Hausschwamm, S. 55. (2. Aufl.), S. 55.

Kaliumpermanganat oder Phlorogluein — eine sehr feine gekörnelte Struktur sichtbar, die sich auch auf den Tüpfelraum der Gefäße erstreckt. Aber im Gegensatz zu den Hartig'schen Angaben tritt bei Polyporus igniarius nie ein völliges Fehlen der Körnelung dort ein, wo Pilzfäden der Wand angelegen haben, und auch eine scharf hervortretende radiale Streifung und ein gekörnelter Außenring der Tüpfel sind nicht zu beobachten.

Von den eben beschriebenen Zersetzungserscheinungen weichen erheblich die Zellkomplexe ab, in denen eine dicke tertiäre Lamelle vorkommt. Sonderbarer Weise findet sich diese fast aus reiner Zellulose bestehende Verdickungsschicht noch als Rest in stark zersetztem Holz, ein Beweis dafür, daß die Hyphen in der Wahl ihrer Nahrung nicht an ein bestimmtes Schema gebunden sind, in der Weise, daß zuerst die reich zellulosehaltigen Membranen aufgelöst werden müssen. Die Zersetzungen erfolgen in diesem Falle nicht streng genommen von innen nach außen, sondern die sekundäre Lamelle wird in meist stärkerem Maße angegriffen und die auf diese Weise isolierte dicke tertiäre Lamelle zerfällt in einzelne Teile und liegt im Zellumen umher.

Die Markstrahlzellen werden infolge ihres besonderen anatomischen Baues frühzeitig angegriffen. Die Zersetzungserscheinungen beginnen zunächst bei den mit Poren versehenen Markstrahlzellen, indem die großen einseitig gehöften Tüpfel von innen aus ohne vorhergegangene Perforation durch die Pilzenzyme erweitert werden, unter einander verschmelzen und in den Radialwänden Lücken bilden, die sich weiter auf die angrenzenden Zellen erstrecken. Bei der anderen Art der Markstrahlen entstehen Risse, worauf einzelne Stücke der zersprungenen radialen Zellwand herausfallen oder aufgelöst werden, bis zuletzt die ganzen Wandungen in unregelmäßige Trümmer zerfallen. Im allgemeinen gilt die Tatsache, daß die Radialwände immer zuerst, später die senkrechten oder schiefen Querwände und erst ganz zuletzt die Decken und Böden der Markstrahlen zerstört werden.

Die angrenzenden Libriformfasern werden durch die Zersetzung der Markstrahlen ebenfalls in Mitleidenschaft gezogen, sie trennen sich von ihnen und es entstehen radiär verlaufende Risse, die sofort von braunen dicken Hyphen erfüllt werden und zur Bildung kurzer brauner Mycelhäute Veranlassung geben. Trifft ein solcher Mycellappen auf einen Jahresring, so kann er infolge der Zusammenziehung des Holzes bewirken, daß senkrecht zu ihm ein Zerreißen des Herbst- und Frühlingholzes statt hat und ebenfalls, aber als sekundär zu betrachtende Mycellappen auch an der Jahresgrenze (ähnlich wie bei Alnus, Betula) entstehen.

Bei Pappeln benutzt das Mycel, um aus dem weißfaulen Holz nach außen, nach der Peripherie zu gelangen, um einen Fruchtkörper

bilden zu können, vorwiegend Aststümpfe, durch welche eine kurze Strecke der angrenzende äußere Splint mit infiziert wird. Die Zersetzungserscheinungen im Aststumpf sind dieselben wie im Hauptstamm, im ersteren meist schon weiter vorgeschritten, sodaß das Astholz sich leicht zwischen den Fingern zerreiben läßt. Die Rinde des vom Splint eingeschlossenen Astes ist in einem der untersuchten Bäume vom Astholz vollständig durch die Ausbildung eines peripheren Mycellappens getrennt worden, dessen dicke braune Hyphen die Rindenzellen mit Ausnahme der in Gruppen angeordneten Bastfasern und Sklerenchymfasern zerstört haben. In gleicher Weise hat dieselbe Hyphenart am Ende des Aststumpfes die sekundäre Rinde des Hauptstammes in einzelne Teile gespalten und die primäre Rinde mit der dünnen Borke zum Platzen gebracht; auf diese Weise haben die Hyphen den anfangs flächenförmigen Fruchtkörper gebildet.

5. Salix alba × fragilis.

An den dunkelbraunen Kern[1]) schließt sich nach außen zunächst ein lichtrotes Reifholz und sodann ein gelblicher oder weißer Splint an. Die Jahresringe werden erst mit der Lupe deutlich erkennbar.

Obwohl Populus und Salix zu verschiedenen Gattungen des natürlichen Systems gehören, so zeigt sich doch bei der Untersuchung im anatomischen Bau beider Hölzer eine solche Ähnlichkeit, daß bisher die Bemühungen verschiedener Autoren (Th. Hartig, Sanio, Burgerstein, Sostaric u. a.), die sich bestrebten, im Holzkörper anatomische Differenzialmerkmale zur Unterscheidung der Genera Salix und Populus zu finden, vergeblich waren[2]). „Der hervorragendste Charakter der beiden Gattungen besteht darin, daß ihre Markstrahlen stets einreihig sind und daß ihre relativ engen Gefäße durch die ganze Breite des Jahresringes regellos zerstreut sind, gegen das Herbstholz wohl an Größe, nicht aber an Menge abnehmend. Es fehlt ferner jeder Zusammenhang zwischen den überaus spärlichen Parenchymzellen und den Gefäßen, deren Scheidewände vollkommen resorbiert, die Tüpfelhöfe häufig zu Sechsecken abgeflacht oder zu einem dünnen Saum um den weiten Tüpfelkanal reduziert sind.“ (Möller.)

Neuerdings hat Penhallow[3]) für amerikanische Populus- und Salixarten scharfe Unterschiede aufgefunden, die nach eigenen Unter-

[1]) Literatur: Wiesner, Rohstoffe, S. 608. Möller, Anatomie des Holzes, S. 330. Strasburger, Leitungsbahnen, S. 208.

[2]) Nach Solereder ließen sich nur durch den Ort der Korkentstehung, welcher bei Salix die Epidermis selbst, bei Populus die äußere Zellschicht der primären Rinde ist, die beiden Gattungen auf anatomischem Wege bisher unterscheiden (Solereder, Systematische Anatomie, S. 896).

[3]) Penhallow, A systematic study of the Salicaceae, S. 509.

suchungen auch für unsere einheimischen Formen, insbesondere für Salix fragilis, gelten. Sie erstrecken sich in erster Linie auf die Markstrahlen, deren Tüpfel durch die Nachbarschaft der Gefäße modifiziert werden, indem Markstrahlen ohne und mit Poren in den Seitenwänden gegenüber Gefäßen auftreten. Ein Radialschnitt bei Populus zeigt die Markstrahlen von zweierlei Art, aber ohne deutliche Unterschiede inbezug auf Länge, Höhe und Wanddicke; die Poren sind gerundet, oval oder mäßig kantig, und falls sie viereckig werden und in radialen Reihen liegen, niemals zu leiterförmiger Struktur verschmelzend. Bei dem Holz der Weide ist nun als wesentliches Merkmal eine weitere verschiedene Form der Markstrahlen eingetreten: Die Markstrahlen ohne Poren sind im Radialschnitt gewöhnlich niedrig und dickwandig, mehrmals länger als hoch; die Zellen mit Poren sind oft dünnwandig, randständig oder eingesprengt, kurz und oft mehrmals höher als lang; die Poren der lateralen Wände deutlicher winklig (hexagonal oder viereckig) und zuweilen zu deutlich leiterförmiger Struktur verschmelzend. Eine sehr leichte und sofortige Trennung beider Holzarten liefert das Bild eines Tangentialschnittes (Fig. 17), der die Markstrahlen beider Arten deutlich unterscheiden läßt, indem bei Populus tremula die Lumina der einzelnen Parenchymzellen alle gleich groß, bei Salix dagegen einzelne (d. h. die mit Poren versehenen) länger als die übrigen sind[1]).

Auch das Weidenholz kann eine dickere tertiäre Lamelle aufweisen. Die ersten Jahresringe zeigen sie noch nicht; sie tritt erst, je nach dem Triebe, im 3., 4. oder 5. Jahresringe auf. Das Libriform des Frühjahrholzes zeigt hier außer der schmalen sekundären Verdickungsschicht noch eine tertiäre, knorpelartige, das Lumen zuweilen ganz ausfüllende Schicht. Bei Gegenwart von Chlorzinkjod wird die primäre Lamelle hellgelb, die sekundäre bräunlich gelb, die dicke tertiäre violett, und zwar intensiver in ihrem inneren Teil. Ebenso wie bei der Pappel liegt diese tertiäre Lamelle der sekundären nur schwach an und erscheint auf Querschnitten knäuelartig eingerollt.

Stärke ist in den ca. 8 cm dicken Seitenästen (im Januar abgesägt), die das Untersuchungsmaterial lieferten, nur in den 3—5 letzten äußeren Jahresringen nachweisbar.

Das erste Zersetzungsstadium des Weidenholzes ist ein terrasiena- bis dunkel sepia-brauner Wundkern, dessen auffallende Färbung auf der Anwesenheit des roten Körpers beruht, der in den Markstrahlen rot-braun und kleinkörnig, in einigen Libriformfasern und Tracheen

---

[1]) Der Vollständigkeit halber möge noch ein weiteres Unterscheidungsmerkmal zwischen Weide und Pappel angegeben werden: In der Rinde fehlen bei ersterer Sklerenchymzellen, in letzterer hingegen kommen sie massenhaft vor.

dagegen glasartig durchscheinend, hell rot-gelb erscheint. Das Mycel im Wundkern hält sich vorwiegend in den Gefäßen auf, ist 3—4 μ dick, schwach rot gefärbt und kann zuweilen kuriose Formen annehmen, indem von einer dicken Hyphe plötzlich ganz feine Fäden entspringen (Fig. 18d). Erhebliche Zersetzungserscheinungen im Libriform verursacht es jedoch nicht, und besonders die dicke tertiäre Verdickungsschicht ist durch den ihr Lumen ganz ausfüllenden roten Körper fest an die sekundäre Lamelle angepreßt.

An den Wundkern schließt sich die schwarz-braune Grenzlinie an, deren Hyphen im Lumen des Libriforms und der Tracheen, das sie berührt, besonders stark blasenförmig angeschwollen sind (Fig. 18c).

Das eigentliche weißfaule Holz, bei Weide gelblich-weiß erscheinend, beginnt dicht an der Grenzlinie, und während im Wundkern das feine sehr zarte und dünne Mycel stets fehlt, tritt es hier sofort auf, sodaß die schwarz-braune Linie mit dem thyllenartigen Mycel anscheinend das weitere Vordringen der Zersetzung verhindern will. Der Zersetzungsprozeß des Holzes bildet kein wesentlich verschiedenes Bild von anderen Wirtspflanzen. Die verhältnismäßig schmale sekundäre Lamelle wird von dem Mycel gleichmäßig aufgelöst, ohne daß ein Cellulose-Stadium vorausgeht. Die primäre Lamelle wird in gleicher Weise angegriffen und zu feinen Wänden reduziert, sodaß meist nur die Kanten der Zellen eine ungefähr normale Membranstärke zu erkennen geben. In gewissen Nestern ist die Zersetzung besonders weit vorgeschritten; an solchen Stellen reißen schließlich die dünnen primären Lamellen, und in den sich bildenden kleinen Löchern liegen als Reste einige Kanten. Wenn auch diese aufgelöst sind und der ganze Vorgang sich in der Nähe oder zwischen zwei Gefäßen abgespielt hat, werden auch diese in Mitleidenschaft gezogen und so entstehen größere lokale Hohlräume. Ein weiteres Wirkungsfeld finden die Enzyme in den Markstrahlen, deren Poren in analoger Weise wie bei der Pappel intrazellular aufgelöst werden, und auch bei dieser Zerstörung zeigen die Radialwände mit Phlorogluein Holzreaktion. Ebenfalls entstehen, wie bei der Pappel, kurze Mycellappen in radiärer Richtung. Aber während sie im Hauptstamm der Pappel eine häufige Erscheinung sind, werden bei der Weide, wo das Untersuchungsmaterial aus dickeren Seitenzweigen (15 cm Durchmesser) besteht, nur in der Nähe des Fruchtkörpers Mycellappen aufgefunden, und in dünnen weißfaulen Zweigen fehlen sie ganz. (Fig. 4.) So scheinen die Mycelbänder am häufigsten in älteren Stämmen vorzukommen, wo infolge der Zerstörung der Markstrahlzellen und des Zusammenziehens des Schwammholzes in tangentialer Richtung radiale Spalten entstehen, die durch ihren Reichtum an Luft den Hyphen die üppige Entwickelung ermöglichen.

Eine andere Art der Mycelbildung beschränkt sich auf die schmalen braunen Linien, die in großer Zahl das Holz zickzackförmig durchziehen. Die rot-braunen Mycelfäden bilden hier, wie schon bei den vorher genannten Wirtspflanzen angegeben, blasenförmige Anschwellungen, sowohl im Libriform wie in den Markstrahlen und den Gefäßen. Wegen Mangel an Raum bleibt diese sonderbare blasige Mycelform in den Holzfasern und Parenchymzellen nur klein, in den Gefäßen dagegen kann sie in radialer Richtung zwei bis vier Zellen vollständig ausstopfen und auf Längsschnitten das Zellumen mit Pseudoparenchym erfüllen. Die runden, ziemlich dicken Blasenwandungen platten sich hierbei ab, und ihr Lumen kann in einzelnen Fällen einen Durchmesser von 30—40 μ haben.

Die an der Jahresgrenze liegenden Parenchymzellen und Ersatzfasern werden in gleicher Weise wie die Libriformfasern zerstört; ihre einfachen und kleinen Tüpfel, die selten von den Hyphen zur Perforation benutzt werden, erleiden durch die Enzyme eine langsame Erweiterung. Die Zersetzung des Früh- und Spätholzes ist eine gleichmäßige und es tritt kein Unterschied in der Stärke oder Art der Zersetzung auf.

6. Quercus Robur L.

Die Anatomie des Eichenholzes[1]) ist durch die Arbeiten von R. Hartig, Abromeit, Strasburger u. a. genügend bekannt und im wesentlichen ist diesen Autoren bei der kurzen Beschreibung gefolgt.

Das Holz der Eiche ist aus Tracheen, Tracheiden, Parenchymzellen und Libriform aufgebaut. Nach R. Hartig können innerhalb eines Jahresringes zwei Abschnitte unterschieden werden: Der innere sog. Porenkreis umfaßt das Frühlingholz und die für Quercus typischen einzeln liegenden, kreisrunden oder ovalen und sehr weiten Gefäßen, welche unmittelbar an das Herbstholz grenzen. Neben ihnen kommen in diesem Teil meist Tracheiden und Holzparehchym vor. Im zweiten Abschnitt machen die dickwandigen Libriformfasern die Hauptmasse des Holzes aus; in ihm sind die Gefäße kleiner und spärlicher und der Komplex der Holzfasern wird nur von tangential angeordneten Bändern von Holzparenchymzellen und von radialen Tracheidenzügen, die aus dem Frühjahrholz zur Jahresgrenze verlaufen, unterbrochen. Die zwei bis drei letzten Schichten des Herbstholzes bestehen aus stark abgeflachten Libriformfasern mit deutlich radiärer Anordnung. Die Tracheen sind nach ihrer Größe verschieden; die sehr weiten

---

[1]) Literatur: Wiesner, Rohstoffe, S. 607. R. Hartig, Zersetzungserscheinungen, S. 92. Hesselbarth, Anatomie des Holzes, S. 18. Abromeit, Anatomie des Eichenholzes, S. 244. Strasburger, Leitungsbahnen, S. 266.

Gefäße liegen einzeln dicht an der Jahresgrenze und von ihnen gehen in ungefähr radialer Richtung kleinere durch das Sommerholz hindurch aus. Die ersteren können zuweilen von Markstrahlen, welche gezwungen sind, diesen großen Gefäßen auszubiegen, zum Teil umfaßt oder auch von Tracheiden ganz umschlossen werden. — Die Tracheiden haben eine primäre und sekundäre verholzte Wandung; sie führen zur Kommunikation unter sich und zu den Gefäßen doppelt behöfte Tüpfel, welche einen schrägen, spaltenförmigen Tüpfelkanal haben und oft zu mehreren, zwei bis drei, nebeneinander angeordnet sind. Die an Tracheen grenzenden Tracheiden sind abgeflacht und zeigen überhaupt einen unregelmäßigen Verlauf, indem sie, der Gefäßwand folgend, stark verbogen sind. Die Libriformfasern sind unregelmäßig, polyedrisch und können — was aber selten eintritt — doppelbehöft sein. Sie bestehen aus einer primären und sekundären Lamelle, die deutliche Holzreaktion zeigen, wozu sich oft noch eine dicke tertiäre nur aus Zellulose bestehende Membran hinzugesellt, so daß das Lumen der Holzfasern auf eine geringe Weite reduziert ist. — Die Parenchymzellen verlaufen, wie schon erwähnt, im Herbstholz in 1 oder 2 Zellen breiten, radial und etwas wellig verlaufenden Linien, seltener liegen sie einzeln. Die Markstrahlen sind ein- oder mehrreihig (bis zu 20 Schichten); ihre Wandungen zeigen einfache zylinderförmige Tüpfel, die gegen angrenzende Gefäßwände zu weiten Poren sich vergrößern.

Durch die Untersuchungen Hartigs[1]) ist bekannt, daß Polyporus igniarius bei der Eiche mit Vorliebe die Zersetzung zunächst im Splint und Bastgewebe beginnt, um von hier aus dann das Kernholz zu ergreifen. Bei dem zur Untersuchung vorliegenden Stamme, (Fig. 5) welcher 125 Jahresringe führt, von denen 11 auf den Splint entfallen, läßt sich das gleiche beobachten. Das Mycel ist im ganzen Stamme nur auf der einen Seite der Peripherie im Splint gewachsen, hat hier das Cambium getötet, sodaß der infizierte Teil der Peripherie eine weite Einbuchtung infolge des eintretenden Mangels neuer Zuwachsringe aufweist, und ist langsam in das angrenzende Kernholz vorgedrungen, ohne aber bisher die ersten (ältesten) Jahresringe zu erreichen. Das der Rinde zunächt liegende Schwammholz ist durch den Einfluß der atmosphärischen Luft bräunlich-gelb gefärbt und wird nach dem inneren Kern zu heller und gelblich weiß. Ein typisch ausgebildeter Wundkern, der meist durch seine dunkle Farbe auffällt, fehlt. Das wenig zersetzte Kernholz geht ohne scharfe Farbennüancen in den gesunden dunklen Kern über und entbehrt auch jeder Grenzlinie. Während also makroskopisch gesundes und weißfaules Holz langsam ineinander

[1]) R. Hartig, Zersetzungserscheinungen, S. 114.

übergehen, läßt sich mikroskopisch die Grenze durch das plötzliche Fehlen von Stärke scharf festlegen. Der noch gesunde Teil des Splints[1]) und Kernholzes ist vollgepfropft mit Stärke und führt in reichlicher Menge Gerbstoffe, beide fehlen aber, sobald die ersten Hyphen in den Gefäßen bei ihrer horizontalen Verbreitung erscheinen. Dieses erste Zersetzungstadium unterscheidet sich dadurch vom Kernholz, daß es etwas dunkler braun erscheinen kann, indem alle Zellelemente reichlicher Gerbstoff mit sich führen; die Hyphen in ihnen sind entweder farblos oder schwach rot-braun gefärbt und lassen sich mit Eisenchlorid nie schwarz-blau färben, wie dies Hartig[2]) beobachtet zu haben glaubt. Mittels der Markstrahlen breitet sich das Mycel radiär aus, entwickelt sich zu kräftigen Fäden in den großen Gefäßen des Frühjahrholzes, und von hier aus werden die angrenzenden Tracheiden durch Enzyme zuerst zerstört. Die Zersetzung der libriformartigen Tracheiden ist in erster Linie nicht auf Perforation zurückzuführen, sondern auf langsames Auflösen der doppelbehöften Tüpfel. Es schwinden dabei anfangs die schräg gestellten Tüpfel, der Hofraum erweitert sich und läßt eine ringförmige Zone mit zwei deutlich hervortretenden dunkleren konzentrischen Kreisen erkennen. Nach Hartig[3]) soll die weitere Zersetzung in der Weise vor sich gehen, daß die verdünnten Scheiben schließlich herausfallen. Nach eigenen Beobachtungen dagegen schwindet zuerst der innere konzentrische Ring, die ringförmige Zone ist bei Einwirkung von Chlorzinkjod anfangs bläulich, später farblos, wird zuletzt allmählich dünner und verschwindet schließlich. Ein Herausfallen der verdünnten Scheiben beim Auflösen der zarten Verbindungshaut erfolgt nicht. Sobald die Tüpfel durch Löcher ersetzt sind, zeigen auch die Radialwände Zellulose-Reaktion. Die Löcher erweitern sich gleichmäßig und gehen zuletzt in einen gemeinsamen Hohlraum über. Die Tracheidenwände werden auf diese Weise in der Mitte gespalten, lassen aber nie spiralige Spalten erkennen.

Die Libriformfasern, welche wie die Tracheiden schon frühzeitig eine chemische Umwandlung in Zellulose erfahren, werden im weiteren Zersetzungsprozeß ähnlich wie bei den übrigen Hölzern bis auf die primäre Lamelle reduziert. Letztere dagegen zeigt bis zum letzten Augenblick, bis zur vollständigen Auflösung, stets Holzreaktion. Die Wände des Libriforms sind selten perforiert, und die wenigen zum Teil buchtig ausgefranzten Löcher sind durch das Auflösen der doppelbehöften Tüpfel entstanden.

---

[1]) Der betreffende Baum ist im Oktober gefällt.

[2]) R. Hartig, Zersetzungserscheinungen, S. 118.

[3]) R. Hartig, Zersetzungserscheinungen, S. 120.

Die Parenchymzellen lösen ihre Wandungen zunächst in dem Bereich der Tüpfelgruppen auf und die erweiterten Tüpfel verbinden sich zu größeren Löchern. Gleichzeitig werden bei benachbarten Parenchymzellen die Wäude wie bei denen des Libriforms bis auf die primäre Lamelle durch langsames gleichmäßiges Schwinden der dünnen sekundären Membranen reduziert, sodaß im Querschnitt Parenchymzellen sich von Holzfasern nur durch eine etwas mehr runde Form unterscheiden.

Die Markstrahlen leisten der Zersetzung am längsten Widerstand — und zwar die breiten mehr als die einschichtigen — und heben sich auf dem Querschnitt eines weißfaulen Stammes zwischen dem leicht zerbröckelten Holz als gut erhaltene weiße Linien scharf ab.

Von allen Zellelementen werden demnach die Tracheiden am meisten in Mitleidenschaft gezogen, und so erklärt es sich, daß gerade das lockere, meist aus Tracheiden und kleinen Gefäßen bestehende Gewebe, welches vom Frühjahrholz durch das feste Herbstholz zur Jahresgrenze sich hinzieht, relativ am stärksten zerstört erscheint. Die Wände der Tracheiden sind gerissen oder aufgelöst, mehrere Tracheiden treten in Verbindung und ziehen auch Gefäße mit in ihren Zerstörungskreis, sodaß auf diese Weise radial verlaufende Risse im Holze entstehen.

Während bei den bisher behandelten Splinthölzern der rote Körper sich auch in stark zersetztem Holz nachweisen läßt, fehlt er bei der Eiche bereits in wenig zersetztem Kernholz vollständig. Er muß sehr bald nach dem Schwinden des flüssigen Zellinhaltes (Gerbstoffe usw.) völlig aufgezehrt sein, ein Umstand, der vielleicht auf die geringe Menge des zur Nahrung dienenden Libriforms zurückzuführen ist.

Infolge jeglichen Mangels an Inhaltsstoffen ist die Farbe des Schwammholzes gleichmäßig hell gelblich-weiß; im trockenen Zustand ist es weich und zu langen Fasern zerreibbar.

Vom Splint aus entwickelt sich das Mycel auch in der sekundären Rinde, welche weich und brüchig wird. Während das stark zersetzte Schwammholz arm an Hyphen ist, hat sich in der sekundären Rinde auf Kosten der Siebröhren ein starkes Gewirr von Hyphen angesammelt, das sich aus dicken braunen und sehr feinen farblosen Hyphen zusammensetzt.

Die im Bast vorkommenden regulären Kristalle (in den Markstrahlen) oder Kalkoxalatdrusen (in den Bastparenchymzellen) werden von den Pilzenzymen nicht aufgelöst. Die Bastfasern werden im ersten Stadium der Zersetzung von zahlreichen Hyphen durchbohrt, die Perforationen scheinen aber nachträglich nur wenig erweitert zu werden. Das Endergebnis der Zersetzung ist die vollständige Resorption der dicken sekundären Lamelle; ob der Vorgang mit einem Zellulose-

stadium verbunden ist, läßt sich mit Bestimmtheit nicht angeben. Die übrigbleibende primäre Wand zeigt Holzreaktion und widersteht der endgültigen Zersetzung besonders lange. Die an die sekundäre Rinde angrenzenden und mit dem roten Körper dicht erfüllten Zellen des Periderms und der Borke weisen keine Perforation auf. Durch die ungeheuere Mycelentfaltung in der sekundären Rinde werden einzelne Peridermstränge zerrissen, und durch weitere äußere vertiefte Borkenrisse gelangen die Hyphen zur Bildung des Fruchtkörpers nach außen.

7. Fagus silvatica L.

Das harte Holz der Rotbuche[1]) ist rötlich-weiß gefärbt und auf dem Querschnitt von hellen breiteren Markstrahlen durchsetzt. Die breiten Markstrahlen sind 12—15-schichtig und erleiden im Herbstholz eine knotige Anschwellung, indem das Strahlstück des nächstfolgenden Zuwachses sich in das des vorhergehenden einsenkt. Die schmalen Markstrahlen bestehen aus 1 bis höchstens 5 Zellreihen. — Die Organe, welche die feste Holzmasse vorzugsweise darstellen, sind die Libriformfasern; sie treten im Sommerholz in kleinen Komplexen im Verein mit Parenchym auf oder trennen letzteres in kurze einlagige Reihen, und erst im Herbstholz überwiegen sie und schließen kleine Gefäße und unterbrochene tangentiale Parenchymbinden in sich ein. Die Holzfasern[2]) sind dickwandig und englumig, die lockere bis seltene Tüpfelung ist eine behöfte, jedoch sind die Höfe meist sehr verwischt. Die gallertartige Verdickung, zuerst von Sanio beobachtet, ist entweder sekundär oder tertiär und als dünne sich ablösende Lamelle vorhanden. Wegen des Überganges des Libriforms zu Tracheiden kommt auch diesen in den Grenzformen der erwähnte Verdickungsmodus zu. — Die Gefäße nehmen im Herbstholz nicht nur an Zahl, sondern auch an Größe ab; sie stehen entweder isoliert oder zu mehreren vereint, ohne jedoch hierbei eine radiale Anordnung zu zeigen. — Die äußersten Lagen der Herbstregion bestehen vorwiegend aus Libriform, welches bis in die äußerste Grenze die gallertartige Verdickung besitzen kann; daneben zeigen sich Parenchymzellen, kleine Gefäße und Tracheiden. Allen dortigen Elementen kommt tangentiale Abplattung zu.

---

[1]) Literatur: Wiesner, Rohstoffe, S. 602. Möller, Anatomie des Holzes, S. 319. Hesselbarth, Anatomie des Holzes, S. 25. Strasburger, Leitungsbahnen, S. 271.

[2]) Nach C. Sanio besteht das Buchenholz aus: Holzparenchymzellen, Tracheen und Tracheiden, von denen die letzteren an Zahl überwiegen sollen. Die meisten Forscher (Möller, Hesselbarth, R. Hartig, Kny, Strasburger u. a.) nehmen das Libriform als Grundmasse an, heben aber hervor, daß zwischen den Tracheiden und den echten Libriformfasern Übergangsformen vorkommen, bei denen es schwer sei, zu entscheiden, welcher Organform sie zuzuzählen sind.

Das gesunde Holz der zur Untersuchung vorliegenden weißfaulen Rotbuchen, die im Januar geschlagen sind, weist nicht die geringste Spur von Stärke auf.

Das weißfaule Holz nimmt vorwiegend den inneren Splint des Stammes ein und hat nur in der Nähe des Fruchtkörpers den äußeren Splint durchbrochen. (Fig. 6.) Der schwach braun gefärbte Wundkern ist verhältnismäßig schmal, geht ohne scharfe Farbennüancen allmählich in das gesunde Holz über und wird gegen das weißfaule Holz durch eine Reihe fast konzentrisch verlaufender Linien abgegrenzt. Die Farbe des Wundkerns rührt von roten Inhaltsstoffen her, die alle Zellelemente erfüllen können und auch die Zellmembranen gefärbt erscheinen lassen. Die im Wundkern reichlich vorhandenen Thyllen werden von den dicken braunen Hyphen perforiert und die entstandenen Löcher in gleicher Weise wie beim Libriform nachträglich erweitert, aber ob die Enzyme dieselben zuletzt vollständig resorbieren, läßt sich, da sie sich auch noch in stark zersetztem Holze finden, mit Bestimmtheit nicht angeben. — Die braun-schwarzen Grenzlinien sind in Mehrzahl vorhanden und weisen mikroskopisch dieselben blasenförmigen pseudo-thyllenartigen Gebilde auf, wie dies schon bei den vorhergehenden Wirtspflanzen beobachtet und beschrieben worden ist. Daneben treten vereinzelt conidienartige Bildungen an manchen Hyphenenden (Fig. 18 c) auf, auffallende Erscheinungen, ähnlich wie sie Mez[1]) bei Reinkulturen von Coniophora cerebella und Fuchs[2]) bei Kulturen von Russula virescens gefunden und in Tafel IV, Fig. 42—44, 46—47, abgebildet haben.

Um die einzelnen Zersetzungsstadien beobachten zu können, muß man bei der Buche dicht an dem Wundkern die Untersuchungen beginnen, denn schon wenige Millimeter hinter ihm ist das Schwammholz ebenso weit und stark zersetzt wie im innersten Splint. Die Zersetzung beginnt mit einem gleichmäßigen Auflösen der tertiären und sekundären Lamelle ohne vorhergehendes Zellulosestadium; das abgeplattete Libriform in der Herbstzone ist meistens weniger angegriffen und seine Zersetzung beschränkt sich vorwiegend auf die tangentialen Wände, die zu sehr feinen Lamellen (½ bis ¼ μ) reduziert werden und schießlich in der Mitte reißen. Die radialen Wände dagegen zeigen besonders in den Kanten mehrerer benachbarter Zellen noch die dicke sekundäre Lamelle und werden relativ selten durchbohrt. Das gesamte übrige Schwammholz, welches den größten Teil einnimmt, ähnelt in Farbe und Bruch dem der Eiche, indem es gelblich-weiß und langfaserig brüchig erscheint. Das Libriform ist in seinen Radialflächen

---

[1]) Mez, Hausschwamm, S. 171, Fig. 88 B.

[2]) Fuchs, Beziehungen von Agaricaceen.

häufig durchbohrt; seine kleinen Hoftüpfel können auf zwei Arten zersetzt werden: 1. Die Auflösung der Tüpfel geschieht durch Enzyme, welche den Porus gleichmäßig erweitern; gleichzeitig treten 2—4 deutliche Ringe auf und die Tüpfelwand zeigt bei einer bestimmten Feinheit kleinere Körnchen (helle und dunkle Punkte); 2. die Hyphe benutzt den Tüpfel als Durchgang; in diesem Falle wird das perforierte Loch nachträglich buchtig erweitert und zur Bildung der Ringe kommt es nicht. Die erweiterten Löcher fließen zusammen; es entstehen so größere Löcher, die schließlich von kleinen kurzen Mycellappen ausgefüllt werden. Auch die Wände der Gefäße werden wie die des Libriforms stark verdünnt, und das weiche Schwammholz wird in erster Linie von den intakt gebliebenen mehrschichtigen Markstrahlen zusammengehalten.

Die weiteren Zersetzungserscheinungen weichen nicht erheblich von denen der übrigen Wirtspflanzen ab.

8. Ulmus campestris L.

Die Rüster[1]) besitzt einen schmalen gelblich-weißen Splint und einen rötlich-braunen Kern. Die Jahresringe sind scharf getrennt durch die im Frühlingholze einen breiten Ring bildenden großen und hellen Poren; der übrige Teil des Holzringes ist durch tangential angeordnete Gruppen kleiner Gefäße in hellbraune Strichelchen wellig gefeldert.

Die großen Gefäße im Frühlingholze haben eine tangentiale Anordnung; sie sind breit, meist von zylindrischer Form, sehr kurz, mit einer endständigen ovalen oder runden Durchbrechung. Nach außen nimmt die Größe der Gefäße rasch ab und die kleinen getüpfelten und verdickten Gefäße enden spitzer; sie kommen zu ganzen Bündeln vereinigt vor und lassen verschiedene Formen unterscheiden: Gefäße mit seitlicher ovaler Durchbrechung, welche fast die Breite der Porengefäße erreichen, und Gefäße von sehr schmaler und libriformartiger Gestalt. — Neben den Gefäßen kommen spärliche Tracheiden vor, deren Bau mit dem der engen Gefäße übereinstimmt. — Holzparenchymzellen und Ersatzfasern kommen nur vereinzelt vor und ihr Inhalt ist im Kernholz ein gelblich-roter Körper. — Das Libriform bildet die breiten Bänder zwischen den Gefäßgruppen; es ist mäßig verdickt, mit spärlichen und kleinen Poren versehen und kann nesterförmig die dicke tertiäre Lamelle aufweisen. — Die Markstrahlen sind 1—6 Zellen breit; die größeren verlaufen meist gerad-, die kleineren fast immer krummlinig.

Das gesunde Kernholz führt im Parenchym und in den Markstrahlen: roten Kernstoff, Gerbstoff und Stärke; die Gefäße besitzen häufig zahlreiche Thyllen.

[1]) Literatur: Wiesner, Rohstoffe, S. 610. Möller, Anatomie des Holzes, S. 322. Hesselbarth, Anatomie des Holzes, S. 35.

Der dunkelrot-braune Wundkern (Fig. 7) stimmt mit dem Kernholz darin überein, daß regelmäßig peripher verlaufende helle und dunkle Ringe miteinander abwechseln, da außer Parenchymzellen nur das Libriform im Herbstholz den roten Körper führt. (Fig. 7.) Diese ringförmige Fleckung des Wundkerns steht im Gegensatz zu den übrigen Wirtspflanzen, bei denen alle Zellelemente diesen Inhaltsstoff führen können und somit dem Wundkern eine gleichmäßige Färbung verleihen. Der einzige, aber sehr wichtige Unterschied zwischen gesundem Kernholz und Wundkern ist das gänzliche Fehlen von Stärkekörnern in letzterem; dieses beweist, daß die braune Zone um das Schwammholz nicht, wie früher angenommen wurde, eine Verkernung ist, sondern das erste Zersetzungsstadium darstellt. Mycel tritt im Wundkern nur in der Nähe der Grenzlinie auf; diese besteht aus einer starken lokalen Anhäufung des roten Körpers, der auch die angrenzenden Zellwände schwach rot-braun gefärbt hat und bei Anwesenheit der dicken tertiären Lamelle die drei Verdickungsschichten sich deutlicher abheben läßt: die primäre Lamelle ist ganz schwach rot, die sekundäre stärker rot und die tertiäre Lamelle dunkelrot-braun. Die Hyphen in der Grenzlinie sind neben den mehr oder weniger stark blasenartigen Formen noch breitere, glattere, farblose Fäden, die häufig septiert sind und kleine stark lichtbrechende Kügelchen als Inhaltsstoffe führen. Die Zersetzung des Rüsterholzes ist eine sehr ungleichmäßige. Während bei den meisten anderen Wirtspflanzen durch das Eingreifen der feinen Hyphen die Lamellen gleichmäßig aufgelöst werden, sodaß schließlich ein feines, aber gut erhaltenes Gerüst in Form der primären Wand erhalten bleibt, ist hier ein derartiges Bild nicht zu beobachten. Die Zersetzung erstreckt sich in erster Linie auf das Herbstholz, d. h. auf das Libriform, während die tracheidalen Elemente im übrigen Jahresring nur geringe Spuren einer Zersetzung erkennen lassen. Beim Libriform richtet sich der Angriff des Pilzenzyms vorwiegend auf die Mitte der Zellwand, sodaß zwischen den Kanten der Zellen die Membranen am dünnsten werden; durch Reißen an diesen Stellen werden die Kanten eines Zellkomplexes bloßgelegt, liegen anfangs isoliert im entstandenen Hohlraum umher und werden schließlich vollständig resorbiert. Leisten zuweilen auch die Mitten der Membranen längeren Widerstand, so können auch die Kanten bis auf die primäre Lamelle reduziert werden und man erhält ein gleiches Bild wie bei den übrigen Hölzern, d. h. die zersetzten Zellen bilden ein sehr feines, aber starres Gerüst aus den primären Lamellen. Unter Umständen lassen sich die drei bei Ulmus am häufigsten zu beobachtenden Zersetzungsarten in einem Gesichtsfelde vereinigen: kleine Hohlräume, entstanden durch Verdünnung und späteres Zerreißen der Wandmitte, ein feines Gerüst von Zellen aus den primären Lamellen gebildet und schließlich dazwischen

noch gut erhaltene Zellen. Dieses Bild findet man sowohl im innersten Splint als auch in der Nähe des Wundkerns. Entstehen die Löcher an der Jahresgrenze in der Nähe der großen Gefäße, so können auch diese in Mitleidenschaft gezogen werden und sich zu bedeutenden Hohlräumen erweitern. Erstrecken sie sich über einen Markstrahl, so widersteht er sehr lange der Zersetzung; er verläuft ohne Zerreißung durch den Hohlraum hindurch und an seinen äußeren Zellen hängen noch die Reste der abgerissenen Wände der Libriformfasern. Da das feine Mycel nur in relativ geringer Menge vorhanden ist, werden auch die Hohlräume nicht mit ihm ausgefüllt und das Schwammholz zeigt makroskopisch demnach keine weißen Flecken, sondern ist gleichmäßig schmutzig grau-weiß gefärbt und im trockenen Zustande sehr spröde.

Der chemische Vorgang der Zersetzung ist bei den verschiedenen Zellelementen der gleiche: das Schwammholz zeigt mit Phloroglucin und Salzsäure oder mit schwefelsaurem Anilin eine entschiedene Lignin-Reaktion, so daß die Zersetzung der Zellwände ohne chemische Veränderung vor sich gehen muß. Bei der Einwirkung von Chlorzinkjod treten besonders gut sichtbare, spiralig gelagerte helle und dunkle Linien oder schmale Streifen an den Längswänden des Libriforms auf, welche die verdünnten Membranstellen darstellen und an deren Stelle später die spiraligen Spaltungen treten. Bei Radialwänden, die ganz gleichmäßig verdünnt worden sind und keine Spalten aufweisen, läßt sich schwache Körnelung erkennen, eine Eigenschaft, welche auch einigen Hoftüpfeln der Gefäße zukommen kann. Die wenigen beobachteten Löcher in den Gefäßwänden können auf Perforation durch Pilzhyphen, welche an jeder beliebigen Stelle erfolgen kann, sowohl im Tüpfel als auch in der Grundsubstanz, zurückgeführt werden oder auch auf Zerstörung des Hofraums infolge Erweiterung des Porus durch Enzyme; ein Ring tritt vor dem gänzlichen Auflösen des Tüpfels nicht auf.

Die Parenchymzellen werden besonders häufig von dünneren Hyphen perforiert und erscheinen siebartig durchlöchert. Auf späteren Stadien vereinigen sich diese vielen kleinen Löcher zu größeren, die dann nichts Abweichendes in Form oder Größe von denen des Libriforms haben.

9. Pirus Malus L.

Die Hauptmasse des Holzes[1]) wird von dickwandigen und kleinlumigen Zellen gebildet, die auf den ersten Blick das Aussehen von

[1]) Literatur über die untersuchten Gattungen der Rosaceen bei Solereder, Systematische Anatomie, S. 350.

Libriform haben, in Wirklichkeit aber Tracheiden sind; sie zeigen eine längere, faserartige Zuspitzung und werden dadurch dem Libriform ähnlich. Libriform und Ersatzfasern fehlen dem Holz vollständig, und es besteht nur aus Gefäßen, Tracheiden und Holzparenchym. — Die Gefäße treten fast immer nur vereinzelt auf; sie sind ziemlich gleichmäßig über den Querschnitt der Jahresringe verbreitet und zeigen in allen Regionen der letzteren fast dieselbe Weite. Im Spätholz sind sie enger und seltener als im Frühjahrholz. — Die Tracheiden bilden, wie schon erwähnt, die Grundmasse des Holzes und weisen keine bestimmte Anordnung auf. Ihr Lumen wird in den drei letzten Schichten des Herbstholzes sehr reduziert, die Zellen werden flacher und erlangen dadurch, ebenso wie ihre doppelt behöften Tüpfel deutlich radiale Anordnung. — Die Markstrahlen sind 1—3-schichtig und sind besonders an der Jahresgrenze häufiger septiert.

Die Holzparenchymzellen sind, wie die Markstrahlen, in dem noch gesunden Splint der untersuchten Bäume mit Stärke erfüllt.

Das weißfaule Holz von Pirus Malus fällt durch seine große Zahl von braun-schwarzen Linien auf, deren stärkere peripher um den Wundkern verlaufen, während die feineren mit diesen anastomosieren; das Holz zwischen den Linien ist ehemals ebenfalls Wundkern gewesen und zeigt neben einer mehr oder weniger starken Zersetzung noch eine blaßbraune Färbung.

Der eigentliche Wundkern (sepia, grau-braun) ist demgemäß verhältnismäßig schmal und gegen das zersetzte Holz durch eine deutliche Grenzlinie abgehoben. Die Zellen des Wundkerns sind hellrötlich gefärbt, das Lumen der Gefäße und des Libriforms ist von dem roten Körper in hellroter Farbe und blasiger, durchscheinender und stark lichtbrechender, die Markstrahlen dagegen in körniger, weniger lichtbrechender Form erfüllt. Die Stärke kommt nur in geringer Menge in dem an das gesunde Holz angrenzenden Teil des Wundkerns vor; nach der Grenzlinie zu, wo sich die einzigen Hyphen im Wundkern aufhalten, fehlt sie vollständig. Der Wundkern stellt das erste gegen das gesunde Holz sich immer weiter vorschiebende Zersetzungsstadium dar, in welchem zwar Hyphen fehlen, aber auf dem Wege der Osmose haben die Enzyme des im Schwammkern in dichter Masse vorkommenden Mycels die Zellen getötet und ihr Plasma durch den Sauerstoff der Luft oxydiert und gefärbt. Wie die Zeichnung (Fig. 8) angibt, hat der Wundkern bei einem der untersuchten Bäume den letzten schmalen Rest des gesunden Holzes verdrängt und eine kurze Strecke auch den Bast infiziert. Die sekundäre Rinde hat dabei ihre weiß-gelbliche Farbe aufgegeben, die braune des Wundkerns angenommen, und ihre Parenchymzellen und Siebröhren sind mit dem roten Körper dicht erfüllt. Weitere mikroskopische Ver-

änderungen sind in der erkrankten Rinde, in der kein Mycel vorhanden ist, nicht zu erkennen.

Die Intensität der Zersetzung im Schwammholz nimmt nicht, wie man erwarten könnte, von der Peripherie nach dem inneren Splint zu, sondern erstreckt sich auf einzelne Zellkomplexe, indem einzelne Tracheiden bis auf die primäre Lamelle reduziert sind, andere dagegen noch eine normale sekundäre Verdickung aufweisen. Dabei geht die Auflösung von innen nach außen gleichmäßig vor sich, sodaß die libriformartigen Tracheiden sich in gleicher Weise wie die Holzfasern verhalten. Der Zersetzung der Tracheiden geht ein Zellulose-Stadium voraus und dieses kann entweder vom Tüpfel oder vom Lumen der Zelle seinen Ausgang nehmen. Im ersteren Falle wird zuerst der Torus aufgelöst, die angrenzenden Wände des Tüpfelganges in Zellulose umgewandelt und resorbiert, sodaß eine offene, breitere Verbindung zwischen den Lumina zweier Tracheiden entsteht. Bei der weiteren Zersetzung wird nur immer ein schmaler Saum des Zellumens in Zellulose umgewandelt und gleich darauf aufgelöst. Der zweite Fall ist der häufigere. Gewöhnlich beginnt die innere Lamelle der Tracheiden schwach auszufranzen, und mit Chlorzinkjod werden zuerst die Franzen blau gefärbt, und auf späteren Phasen, wenn sich das Lumen bereits etwas erweitert hat, zeigt der ganze Rest der sekundären Verdickung Zellulose-Reaktion. Das Endergebnis ist das gleiche wie bei den meisten übrigen Wirtspflanzen. Das stark zersetzte Holz besteht aus einem feinen, zarten Gerüst der primären Lamellen. Auch die drei letzten Schichten des Herbstholzes, die aus dickwandigen, aber etwas abgeflachten Tracheiden bestehen, werden in gleicher Weise bis auf die primäre Membran reduziert, und so ist im Schwammholz die Jahresgrenze noch schwerer zu erkennen. Die primäre Wandverdickung, die Parenchymzellen und Tracheen zeigen bis zu ihrer vollständigen Auflösung keine Zellulose-Reaktion, sondern werden mit Chlorzinkjod schön rot-gelb gefärbt. Die Mäule'sche Kaliumpermanganat-Reaktion läßt bei gesundem oder weißfaulem Holz (gleiche Dicke der Schnitte vorausgesetzt) keinen Unterschied erkennen; besonders dunkel weinrot sind die Markstrahlen gefärbt.

Was das Mycel anbetrifft, so überwiegen die äußerst feinen, zarten und farblosen Hyphen, die in ungeheurer Dichtigkeit die Lumina aller Zellen erfüllen können, durch ihre Enzyme zuerst das Zellulose-Stadium hervorrufen und dann die langsame Resorption der sekundären Lamelle bewirken. Daneben finden sich vereinzelte dickere, ebenfalls farblose Hyphen mit stark lichtbrechenden Körnern in oder auf ihnen. Infolgedessen zeigen die Radialwände nur wenige Perforationen und die meisten Löcher sind auf eine Auflösung der behöften Tüpfel durch die Enzyme zurückzuführen. Der

Kernstoff scheint sowohl zur Nahrung als auch für eine Art Holzkonservierung zu dienen. Auf dem Querschnitt des Stammes treten im weißen Schwammholz dunklere mehr oder weniger konzentrische Ringe auf, die nach dem Kern zu häufiger sind und nach der Peripherie erst in größeren Abständen folgen. Es sind die Jahresringe, die dadurch deutlicher sichtbar werden, daß das erste Frühjahrholz den roten Körper in größerer Menge, insbesondere in den Gefäßen mit sich führt, und daß alle Zellmembranen rot-braun gefärbt sind. Infolge dieser Imprägnierung sind die Tracheiden auch weniger weit zersetzt und zeigen in diesem Falle keine Zellulose-Reaktion. Im stark zersetzten Holz scheint der Kernstoff in den Markstrahlen als Nahrung bevorzugt zu werden; meist fehlt er in ihnen bereits, während die angrenzenden Gefäße ihn noch führen können.

Bei Pirus Malus benutzt das Mycel zur Bildung von Fruchtkörpern abgestorbene Äste (Fig. 8) oder es durchbricht den Splint, wobei in analoger Weise, wie schon oben angegeben, ober- und unterhalb vom Fruchtkörper Einbuchtungen in der Peripherie des Stammes entstehen.

10. Prunus domestica L.

Der dunkelviolette oder rot-braune Kern hebt sich scharf gegen den gelblich-weißen Splint und ebenso die Markstrahlen gegen das umliegende Gewebe ab. Das Holz besteht aus Gefäßen, Tracheiden, einfachem Libriform[1]) und Holzparenchym. Die mit Spiralleisten versehenen Gefäße nehmen keine scharf gesonderte Lagerung ein, sondern finden sich in allen Teilen der Jahresringe verstreut, und ihr Lumen wird gegen die Herbstgrenze nur allmählich kleiner. — Die Tracheiden finden sich neben den Gefäßen und unterscheiden sich, wenn sie an dieselben angrenzen, nur durch den Mangel der Perforation von ihnen; je weiter sie von ihnen entfernt sind, desto faserartiger und dickwandiger werden sie. Durch die zarte spiralige Verdickung und die Größe der Tüpfel ($3,5 \times 4\ \mu$) sind die Tracheiden mit Sicherheit von den Libriformfasern (Tüpfel $2 \times 2,5\ \mu$) zu unterscheiden; die Weite der letzteren nimmt gegen die Peripherie nur wenig ab, doch werden sie schließlich flacher und erlangen zugleich deutlich radiale Anordnung. In einem gut entwickelten Jahresringe überwiegt an Fläche das Libriform bedeutend über die Gefäße im Herbstholz. — Das Holzparenchym kommt nur in vereinzelten Faserzügen vor. — Die sehr zahlreichen,

---

[1]) Strasburger (Leitungsbahnen, S. 276) bestreitet das Vorhandensein von Libriform; vom phylogenetischen Gesichtspunkte aus betrachtet hält er Libriformfasern und Tracheiden bei den Amygdaleen für identisch und gibt beiden den gemeinsamen Namen „Fasertracheiden".

schon makroskopisch deutlich erkennbaren Markstrahlen sind in den meisten Fällen vielschichtig (1—6-schichtig).

In den weißfaulen, im Januar gefällten Bäumen weisen Markstrahlzellen und Holzparenchym im noch gesunden Teil des Splintes in geringer Menge Stärkekörner auf.

Das zur Untersuchung vorliegende Material besteht aus einem Baum, der im Hauptstamme zwar nur die ersten Zersetzungsstadien zeigt, dafür aber den Verlauf der Infektion gut zu erkennen gibt (Fig. 9 und 10). Der Pilz muß den Baum von einem Aststummel infiziert haben; das Mycel hat zuerst diesen stark zersetzt und beginnt nach dem Mark des Hauptstammes weiter vorzudringen, um von hier erst allmählich nach den Seiten hin sich auszubreiten. Am Ende des Aststummels ist der Fruchtkörper gebildet worden, welcher zum Teil das Astende umgibt.

Die erste Phase der Zersetzung besteht in einer Bräunung des gesamten Kernholzes, sodaß sich dieses vom kranken Holze außer einer wenig stärkeren Dunkelfärbung nur mikroskopisch unterscheiden läßt und in der Literatur als „unechter Kern“ bekannt ist. Er zeichnet sich durch besondere Härte infolge der starken Anhäufung des roten Körpers in allen Zellelementen aus, welcher auch die Zellmembranen inkrustiert und vorwiegend die sekundäre Lamelle gefärbt hat. Das Mycel im erkrankten Kern besteht aus vereinzelten 2—3 μ dicken braun-rot gefärbten oder farblosen Hyphen, die nur in den Gefäßen vorkommen; wie ihre Verbreitung von Gefäß zu Gefäß erfolgt, läßt sich mit Bestimmtheit nicht angeben, da Löcher in den Gefäßwänden nicht beobachtet wurden, jedoch aller Wahrscheinlichkeit nach in vereinzelten Perforationen. Der infizierte Kern wird nach dem Splint zu dunkler braun-grau oder zum Teil karmoisin und hebt sich gegen das gesunde gelblich-weiße Splintholz scharf ab. Die dunklere Zone läßt sich als erste Bildung eines Wundkerns ansprechen, fehlt ihr doch, wie allen Wundkernen, jeder Gehalt an Stärkekörnern; Mycel kommt in ihr dagegen nicht vor; da der Hauptstamm noch kein vorgeschrittenes Zersetzungsstadium aufweist, und es noch nicht zur Ausbildung eines typischen Wundkerns gekommen ist, fehlt es dementsprechend in diesen ersten Anfängen der Zersetzung an jenen feinen braunen Grenzlinien.

Das weißfaule Holz (Astholz) mit vorgeschrittener Zersetzung zeigt Erscheinungen, die nicht bedeutend von denen der übrigen schon behandelten Wirtspflanzen abweichen, und sie mögen daher nur einer kurzen Betrachtung unterzogen werden. Die Zersetzung des Libriforms erfolgt von innen nach außen; sie ist keine gleichmäßige, indem die sekundäre Lamelle nicht im ganzen Umfang aufgelöst wird und ein feines Gerüst, aus der primären Zellwand gebildet, übrig bleibt,

sondern von der sekundären Membran wird die Mitte am stärksten verdünnt und reißt hier schließlich. Die Knotenstellen mehrerer benachbarter Zellen werden isoliert und kommen in kleineren oder größeren Löchern zu liegen, welche sich auch über Gefäße erstrecken können. Die so entstandenen Hohlräume werden von den vielschichtigen Markstrahlen, die länger der Zersetzung Widerstand leisten, zusammengehalten; das stark zersetzte Holz zerfällt beim Anfassen in kurze dünne Scheiben, welche zwischen den Markstrahlen sich losgelöst haben. Da das Frühjahr- und Herbstholz außer in einer geringen Differenz in der Größe der Zellen keinen Unterschied zeigt, findet auch keine Bevorzugung einer dieser Schichten von Seiten des Pilzes statt. Zuweilen werden die Herbstzellen an der Jahresgrenze genau radiär angeordnet und abgeplattet. In diesem Falle werden die Tangentialwände stärker zersetzt und während die Radialwände noch fast die normale Stärke aufweisen, sind erstere bereits bis auf die primäre Lamelle reduziert oder fehlen schon vollständig. Die behöften Tüpfel des Libriforms und der Tracheiden werden in gleicher Weise aufgelöst. Der Porus der Tüpfel wird erweitert, der Hofraum schwindet immer mehr, bis er schließlich durch ein Loch mit kreisförmigem Rande ersetzt ist. Sind die Kreise durch nachträgliche Auflösung so stark erweitert, daß sie sich gegenseitig fast berühren, so wird auch die sie noch trennende Scheidewand aufgelöst und mehrere aufeinanderfolgende Tüpfel gehen in ein größeres Loch in der radialen Wand über. Im Gegensatz hierzu stehen die Durchbohrungen der Hyphen, die zwar auch von den Enzymen nachträglich erweitert werden und schließlich zu mehreren verschmelzen, aber von Anfang an unregelmäßige Konturen erkennen lassen. Während die Wände der Gefäße und Tracheiden erheblich verschmälert werden, erleiden die zarten, ringförmigen tertiären Verdickungen beider Tracheidalelemente fast keinen Angriff durch die Enzyme; sie behalten ihre normale Stärke bei und zeigen mit Chlorzinkjod keine Veränderungen.

Was den chemischen Prozeß bei der Zersetzung des Pflaumenholzes anbetrifft, so kann bei sehr weit vorgeschrittenem Zersetzungsstadium durch Chlorzinkjod nesterförmig eine Violettfärbung des Libriforms und der Tracheiden eintreten, während benachbarte ebenso stark zersetzte Zellkomplexe eine schöne Gelbfärbung anzeigen; Tracheen und Parenchymzellen bleiben immer rot-gelb gefärbt.

Die Form des Mycels weicht nicht von dem der übrigen Wirtspflanzen ab. In erster Linie kommen die feinen farblosen Hyphen vor, welche streckenweise einige Jahresringe in ungeheurer Dichtigkeit Zelle für Zelle erfüllen. Daneben finden sich einzeln oder zerstreut innerhalb des ebengenannten Mycelpolsters dickere, bis 5 μ breite, farblose Hyphen vor; sie sind wenig verzweigt, ihre Membranen

sind dünn und heller als der übrige Teil und können kleine stark lichtbrechende Körner in sich oder auf der Oberfläche führen.

11. Prunus Cerasus L.

Kern rot-braun oder gelb-braun, Splint rötlich-weiß. Das poröse Frühlingholz hebt sich scharf von den übrigen Teilen jedes Jahresringes ab; die Markstrahlen sind nicht so deutlich wie bei Prunus domestica.

Die mikroskopische Untersuchung zeigt große Ähnlichkeit mit dem Holz von Prunus domestica. Es sind fast nur Unterschiede in den Dimensionen und zum geringen Teil in der Anordnung der Gefäße, welche es ermöglichen, beide Arten histologisch von einander zu trennen. Die Gefäße sind im Frühjahrholz größer und treten meist in radialen oder tangentialen Gruppen zu zwei bis vier auf. Im Herbstholz dagegen überwiegt das Libriform und seine letzte Schicht ist radiär abgeplattet, sodaß eine leicht erkennbare Jahresgrenze zustande kommt. Die Holzfasern können durch eine tertiäre Lamelle verstärkt sein, die mit Chlorzinkjod rot-violett gefärbt wird; sie kommt nesterförmig vor und läßt eine schwächer ausgebildete sekundäre Lamelle erkennen. — Die Markstrahlen bestehen hier und dort bloß aus einfachen, häufiger jedoch aus zwei bis vier Reihen.

Der Fruchtkörper (Fig. 11) an dem zu untersuchenden Baume ist resupinat gewachsen (Länge ca. 20 cm, Breite bis 8 cm). Das Mycel hat den gesamten Holzkörper getötet und weißfaul zersetzt, und nur eine schmale Zone, aus den letzten 3—4 Jahresringen bestehend, ist am gegenüberliegenden Teile des Fruchtkörpers im halben Umfange des Stammes noch gesund geblieben und führt geringe Mengen von Stärkekörnern.

Der gesunde Splint ist gegen das Schwammholz durch einen schwach rot-braun gefärbten Wundkern getrennt, welcher, wie das übrige Schwammholz, keine feinen schwarzen Linien führt. Tracheen und Libriform enthalten in mäßiger Menge den roten Körper; Mycel kommt in Form von dickeren (3—4 μ) farblosen Hyphen in einigen Tracheen vor, während Thyllen und Stärke im Wundkern vollständig fehlen.

Das Mycel verändert das Holz in eine brüchige und schmutzig weiß-graue Masse, die zusammenhängend bleibt und außer einigen kurzen braun-roten Mycellappen keine Spaltausfüllung zu erkennen gibt.

Das mikroskopische Bild der Zersetzung ist folgendes: Die Zellen sind mit demselben feinen farblosen Mycel streckenweise dicht erfüllt. Das Libriform außerhalb der Jahresgrenze wird bis auf die primäre Lamelle gleichmäßig verdünnt und auch an den Kanten mehrerer benachbarter Zellen bleiben keine Reste der sekundären Verdickungs-

schicht zurück. Eigentümlich ist es, daß zwischen diesen weit vorgeschrittenen Zersetzungsstadien einige Zellen vorkommen, welche, zuweilen noch mit einer tertiären Lamelle, die normale Stärke aufweisen. Bei den radiär angeordneten, flacheren Zellen des Herbstholzes sind in analoger Weise wie bei Prunus domestica die Tangentialwände weiter aufgelöst als die radiären. Die ersteren bestehen aus sehr feinen, zuweilen unter 1 μ dicken Membranen, welche in der Mitte bereits gerissen sein können. Dieses Bevorzugen der einen Wandungsschicht ist in erster Linie auf die im Herbstholz vorwiegend radiär angeordneten behöften Tüpfel zurückzuführen, von denen die Auflösung der Zellwände ohne vorhergehende Perforation auszugehen pflegt. Die einfachen Tüpfel der Parenchymzellen werden von den Pilzenzymen ebenfalls erweitert und nachträglich stark vergrößert und lassen, im Gegensatz zu den zerstörten Hoftüpfeln der Tracheen und Tracheiden, auf Längsschnitten eine schwach wellenförmige Umrandung erkennen. Die Gefäße des Frühjahrholzes, die in ihm zahlreicher vertreten sind, sind besonders mit dem roten Körper erfüllt, und während im gesunden Holz diese Jahreszone durch ihre hellere Porenschicht sich abhebt, fällt sie dagegen im Schwammholz infolge der starken Anhäufung des roten Inhaltkörpers durch dunklere Färbung auf. Dementsprechend sind auch alle in dieser dunkleren Zone gelegenen Zellen in normaler Stärke erhalten und es kann somit an der Jahresgrenze nicht zur Trennung der Jahresringe und zur Bildung von Spalten bezw. Mycellappen kommen.

Höchst interessant ist nun die Tatsache, daß der Pilz andere anatomische Verhältnisse im Holz der Kirsche benutzt hat, um zur Bildung von Mycelhäuten zu gelangen. Es sind dies die Gummibehälter. Bekanntlich unterliegen die Kirschbäume leicht einer krankhaften Gummosis, indem sich Zellen eines aus abnormem Holzparenchym bestehenden Gewebekomplexes, meist von rundlichem Querschnitt, in Gummi umwandeln und so mit Gummi erfüllte Kanäle, Gummidrusen[1]), bilden. Im vorliegenden Falle sind außer kleinen Gummihöhlen bedeutend weitgehendere Desorganisationen von Zellenkomplexen eingetreten und mehrere benachbarte Gummidrusen zu größeren, peripher angeordneten verschmolzen. Infolge der Volumverminderung des Schwammholzes sind diese großen Gummibehälter in peripherer

[1]) Durch Untersuchung zahlreicher gesunder Kirschzweige hat Sorauer einwandfrei festgestellt, daß der Gummifluß auch ohne das Vorhandensein eines Wundreizes oder parasitärer Organismen entstehen kann. Der Gummifluß stellt nach Sorauer eine physiologische Störung dar, welche durch ein Überwiegen der lösenden Enzyme über die koagulierenden herbeigeführt werden soll. Die Gummidrusen sind somit nicht auf einen Einfluß des Polyporus igniarius auf seine Wirtspflanze zurückzuführen.

Richtung gerissen und in den nun mit Luft erfüllten Spalten hat sich braunes Mycel angesammelt, das durch stärkere Verzweigung seines dichteren Geflechtes den Spalt noch erweitert hat; es entstehen so die schon makroskopisch erkennbaren Mycelhäute, die 2—3 cm lang und bis 3 mm dick sein können.

Wie schon erwähnt, fehlen bei der Kirsche die schwarz-braunen Linien mit ihrem blasigen Mycel. Dagegen tritt eine andere Form von Hyphen auf, welche die Seiten der Mycellappen flankieren: sie sind sehr kurz, blasig-schaumig angeschwollen und mit dem Gummi der Drusen, der zwischen ihnen liegt, aufs innigste verkittet. (Fig. 18b.)

Eine Sonderstellung in den Zersetzungserscheinungen nehmen die nesterförmigen Zellkomplexe ein, in welchen die dicke tertiäre Lamelle auftritt. Diese gallertartige Verdickung läßt sich mitten im stark zersetzten Schwammholz noch beobachten und wird bei Behandlung mit Chlorzinkjod deutlich violett, während die angrenzenden sekundären und primären Wände rot bleiben. Obwohl alle Elemente sich mit dem feinen farblosen Mycel erfüllt und die Membranen benachbarter Zellen bereits bis auf die primäre Lamelle reduziert sind, kann die tertiäre Verdickung Pilzangriffe nur in den ersten Stadien aufweisen. Sie wird nicht wie die sekundäre Lamelle gleichmäßig aufgelöst, sondern unregelmäßig an verschiedenen Stellen, sodaß im Querschnitt tiefere Einbuchtungen oder Bruchstücke von ihr zu beobachten sind; zuletzt scheint sie sich ganz von der sekundären loszulösen.

Das Schwammholz reicht, wie schon oben erwähnt, außer in einer schmalen Zone, bis dicht an die Rinde heran und hat diese nur dort infiziert, wo der resupinate Fruchtkörper ihr direkt anliegt. Um das Bild zu vervollständigen, mögen einige Zersetzungserscheinungen in der Rinde hinzugefügt werden. Der Bast von Prunus Cerasus bietet eine wenig regelmäßige Abwechselung von Siebröhren mit Geleitzellen, Bastparenchym und Bastfasern. Die Siebröhren, mit ihren Geleitzellen und den Bastfasern vereint, bilden unregelmäßig begrenzte Inseln innerhalb des ihnen an Masse nachstehenden Bastparenchyms. Diesem fällt außer der Leitung der Kohlehydrate auch die Aufgabe zu, Kalkoxalat in Drusen aufzuspeichern. Während nun der größte Teil der Rinde trotz der unmittelbaren Berührung des Schwammholzes frei ist von Mycel und Drusen, weist die dem resupinaten Fruchtkörper anliegende Rinde weitgehende Veränderungen auf, die sich schon durch erhebliche Weichheit der Rinde kennzeichnen. Die weitlichtigen und dünnwandigen Siebröhren und Parenchymzellen werden auf Kosten einer ungeheuren Ansammlung von Mycel teils zusammengedrückt, teils vollständig resorbiert, und von den Drusen sind keine Reste mehr zu finden. Nur die Bastfasern, in regellos verteilten Bündeln angeordnet, widerstehen der Auflösung länger; sie zeigen

meist nur feine Perforationen in senkrechter oder schräger Richtung zu ihrer Längsachse. Im Mycel lassen sich alle möglichen Formen nebeneinander aufweisen, und die dickwandigen braunen Hyphen, welche im Holzkörper zu festeren Lappen verflochten sind, kommen in der Rinde mit den übrigen Hyphenarten gemengt in dichten Polstern vor. Nach der primären Rinde hin nehmen allein die braunen Hyphen an Zahl zu und ordnen sich zuletzt in bestimmter Richtung an, um den Fruchtkörper zu bilden. Dabei muß betont werden, daß eine Perforation oder Resorption des Periderms in keinen Fällen erfolgt, sondern daß diese Schicht infolge der üppigen polsterförmigen Entwickelung des Mycels zum Sprengen gebracht wird, sodaß noch einzelne Peridermblättchen im resupinaten Fruchtkörper aufzufinden sind.

12. Prunus cerasifera Ehrh.

Das Holz ist gelblich-weiß und wird auf Querflächen, ähnlich dem Erlenholz, nach einigen Tagen rötlich. Die sehr zahlreichen und eng nebeneinanderliegenden Markstrahlen sind bedeutend heller gefärbt als das umliegende Gewebe und verlaufen nicht vollständig gerade. Die Jahresringe lassen sich erst bei Lupenbetrachtung deutlich erkennen, indem die Gefäße des Frühjahrholzes als Porenring sichtbar werden. Die Gefäße sind im ganzen Jahresring zahlreich, im ersten Frühjahrholz groß und zu Gruppen vereinigt; im Herbstholz liegen sie einzeln, unregelmäßig zerstreut und sind fast um die Hälfte kleiner. — Die Tracheiden, stets mit sekundären Verdickungsleisten versehen, können libriformartige Gestalt annehmen und in einigen Jahresringen über das Libriform überwiegen. Dieses ist durch seine geringe Zahl von Hoftüpfeln ausgezeichnet und kann an der Jahresgrenze einer Abplattung entbehren. Außer durch die große Zahl der Gefäße im Jahresring, durch ihr größeres Lumen im Frühjahrholz unterscheidet sich dieses Holz von den übrigen behandelten Prunus-Arten wesentlich durch die große Vielschichtigkeit der Markstrahlen; diese sind 1—9reihig und zwar überwiegen die 5—8 Zellen breiten Strahlen. Somit kann die Vielschichtigkeit der Markstrahlen als diagnostisches Erkennungsmerkmal dienen.

Der weißfaule Stamm stammt aus dem Königlichen botanischen Garten zu Königsberg Pr. und ist Anfang März gefällt worden. Er zeigt zwischen weißfaulem und gesundem Holz wie die meisten übrigen Wirtspflanzen denselben rot-braunen Wundkern, der bei einem horizontalen Schnitt in der Höhe des Fruchtkörpers in mehrere mehr oder weniger konzentrisch angeordnete zerfällt (Fig. 12). Die Wundkerne sind durch starke Anhäufung des roten Körpers ausgezeichnet; erfüllt er das gesamte Lumen der Gefäße, so sind diese mycelfrei und nur fadenartige Spuren lassen erkennen, daß Hyphen versucht haben, in

den Inhaltskörper einzudringen, um später wieder aufgelöst zu werden. Bildet der rote Körper nur einen Wandbelag in den Zellen, insbesondere in den Gefäßen, so können sie mit farblosen oder schwach braun gefärbten, einzelnen oder zu wenigen vereinten Hyphen erfüllt sein.

Die Zersetzungserscheinungen bieten kein bedeutend abweichendes Bild gegen die anderen Hölzer dar. Die Auflösung der Zellwände des Libriforms schreitet von innen nach außen ungefähr gleichmäßig vor und bildet nach dem Zellumen eine glatte Umrandung. Zuweilen erstreckt sich die Zerstörung der Zellen auf einen kleinen Komplex, in welchem die Mitte der Membran stärker resorbiert wird, sodaß in kleinen Hohlräumen, welche von feinem Mycel sofort erfüllt werden, die Kanten der Zellen umherliegen. Haben diese Löcher, die im Herbstholz vorherrschen, zufällig tangentiale Anordnung, so kann es zur streckenweisen Trennung der Jahresringe kommen. Makroskopisch zerfällt dann das Schwammholz in feine, aber lange und sich wollig und weich anfühlende Fasern. Die Farbe des Holzes schwankt in diesem Stadium zwischen schnee-weiß oder weißlich-gelb (ähnlich Eichenholz), je nach dem Vorhandensein von Mycel oder dem roten Körper. Am längsten leisten die vielschichtigen Markstrahlen Widerstand, die ein- oder wenigschichtigen dagegen werden mit in den Bereich der kleinen Löcher gezogen. Zuerst werden die seitlichen Radialwände bei den Markstrahlen angegriffen, indem ihre einfachen, gegen Gefäßwände hin in größerer Zahl auftretenden Poren von den Enzymen von innen aus vergrößert werden und schließlich in einen gemeinsamen Hohlraum übergehen.

Die mikroskopische Untersuchung über die durch den Pilz verursachten chemischen Veränderungen der Zellwände ergibt gegenüber den drei am meisten gebräuchlichen Reagentien[1]) folgendes:

I. Phloroglucin-Salzsäure-Reaktion.

a) Gesundes Holz: Primäre Lamelle: lila bis rot. Sekundäre Lamelle: schwach kirsch-rot. Tertiäre Lamelle: ungefärbt.

b) Weißfaules Holz: Alle Zellelemente zeigen eine schwach-rosarote Färbung, deren Intensität schwächer als im normalen Holz ist.

II. Kaliumpermanganat-Salzsäure-Ammoniak-Reaktion.

a) Gesundes Holz: Gefäße, Libriform und Markstrahlen sind intensiv wein-rot gefärbt; beim Libriform sind die primären und tertiären Lamellen wenig dunkler gefärbt als die sekundäre Wandschicht.

[1]) Obwohl bekanntlich Chlorzinkjod neben Zellulose auch gleichzeitig verholzte Membranen nachweisen läßt, wurde trotzdem auch die Phloroglucin-Reaktion angewendet, weil diese einen weit höheren Grad der Empfindlichkeit aufweist.

b) Weißfaules Holz: Die zersetzten Zellen können ebenso gefärbt werden wie im gesunden Holz; aber es hängt hierbei vieles von der Zeit ab. Längere Einwirkung der Reagentien, insbesondere Salzsäure und Ammoniak, können stets die gleiche Intensität der Färbung hervorrufen. Eine blassere Färbung ist nur in den Fällen zu beobachten, wenn die primären Lamellen auf feine Wände (1 μ und darunter) reduziert sind.

III. Reaktion mit Chlorzinkjod.

a) Gesundes Holz: Primäre Lamelle: rot-gelb. Sekundäre Lamelle: gold-rot. Tertiäre Lamelle: schwach gelb-roter Innensaum.

b) Weißfaules Holz: Libriformfasern mit einem schmalen Belag der sekundären Lamelle sind rot-gelb gefärbt und lassen zwischen der primären und sekundären Wandschicht nicht mehr die deutliche Unterscheidung in der Lichtbrechung erkennen, wie in gesundem Holz. Alle Zellelemente, auch wenn sie auf ganz feine Membranen reduziert sind, weisen stets noch immer eine Färbung auf. Nur wenige Libriformzellen mit parallel angeordneten Rissen, die eine spiralige Richtung annehmen und die sich aber nicht auf die primäre Wand erstrecken, können deutliche Blau-violett-Färbung zeigen.

Eine Übersicht über diese Reaktionen ergibt, daß bei der Zersetzung dieser Prunus-Art ebenfalls kein Zellulose-Stadium vorauszugehen braucht. Wohl läßt sich feststellen, daß die Färbung mit Phloroglucin an Intensität verlieren kann, aber die von Lindroth gefundene Reihenfolge, daß bei der Zersetzung zuerst das Hadromal (im Sinne von Czapek), dann das Lignin (Mäule) verloren geht und zuletzt eine Unwirksamkeit gegen alle drei Reagentien, tritt nicht ein. Selbst die feinsten reduzierten Membranen oder die bereits isolierten Kanten der Zellen wirken auf alle drei Reagentien ein. Auch tritt nicht, im Gegensatz zu den Beobachtungen Lindroths, die Zellulose-Reaktion um so deutlicher ein, je weiter die Zersetzung vorgeschritten ist. Die Erscheinungen, daß bis zum gänzlichen Auflösen der Zellen Färbungen mit den Reagentien auftreten und ferner eine Umwandlung in Zellulose nicht statthat, läßt sich vielleicht in der Weise erklären, daß es nicht zu einer Spaltung kommt, sondern daß die inkrustierenden Substanzen der Membranen mit der Zellulose zugleich von den Enzymen aufgelöst werden, ohne daß Rückstände von einer der drei Verbindungen übrig bleiben. — „Daß in dem weißfaulen Holz noch beträchtliche Mengen von Zellulose enthalten sind, wird ersichtlich, wenn die Chlorzink-Reaktion nach Entfernung der inkrustierenden Substanzen durch Behandlung mit Javelle'scher Lauge angewendet wird. Die Blaufärbung tritt dann an faulem Holz ebenso deutlich hervor, wie an gesundem" (Neger).

Endlich sei noch das abweichende Verhalten der Stärke zu erwähnen. Während das gesunde Holz in starker Anhäufung das Kohlehydrat enthält, verringert sich dieses im Wundkern und selbst in stark zersetztem Schwammholz nur um weniges; die Abnahme ist nur in den Holzparenchymzellen zu beobachten. Die Stärkekörner sind nicht korrodiert oder zeigen auch sonst keine Veränderung, sondern lassen sich mit Jod intensiv blau färben. Eine positive Erklärung für dieses sonderbare Verhalten ist schwer zu geben. Es ist wohl kaum anzunehmen, daß bei uns gut fortkommende Exoten, durch unsere einheimischen Parasiten angegriffen, andere Zersetzungserscheinungen erkennen lassen, als die übrigen Wirtspflanzen. Man könne an ein Analogon von Hartigs[1]) Beobachtungen denken, der ebenfalls eine Stärkeerhaltung gefunden hat, wenn zwei stärkelösende Polyporus-Arten (Polyporus igniarius und Polyporus dryadeus) im weißfaulen Eichenholz zusammenkommen, sodaß die stärkelösende Eigenschaft ganz vernichtet wird. Dieser Vergleich könnte den vorliegenden Fall umso mehr erklären, als außer dem konsolenartigen Fruchtkörper von Polyporus igniarius sich noch eine kleine resupinate Polyporus-Form auf der Rinde von Prunus cerasifera eingestellt hatte; allein diese letztere war so wenig typisch ausgebildet, daß man aus ihr bestimmte Schlüsse auf einen anderen Pilzparasiten sich nicht erlauben durfte.

Der Bau der Rinde von Prunus cerasifera stimmt mit den anderen Prunoideen sehr nahe überein. In entsprechender Weise werden auch ihre Zellelemente in gleicher Weise zersetzt. Die Rinde wird nur in unmittelbarer Nähe des Fruchtkörpers infiziert. Rindenparenchym und Bastfasern werden von den Hyphen durchbohrt und die Siebröhren durch die starke Mycelanhäufung zerrissen oder zusammengedrückt. Eine Perforation oder mikroskopisch sichtbare Zersetzungserscheinung im Periderm findet dagegen nicht statt.

13. Hippophaë rhamnoides L.

Der Holzkörper des Sanddorns[2]) hat einen gelblichen Splint und einen lebhaft braunen Kern. Der Querschnitt zeigt helle poröse Frühjahrzonen und unter der Lupe in den Jahresringen zarte, durch die Anordnung der Gefäße bedingte Querbinden, sowie sehr zahlreiche feine Markstrahlen.

Das Holz besteht aus Gefäßen, Tracheiden, Libriformfasern und Holzparenchymzellen. Die Gefäße (Durchmesser 0,075 mm) machen

---

[1]) R. Hartig, Zersetzungserscheinungen, S. 120—122. O. Löw. Ein natürliches System der Giftwirkungen, 1893, München, S.. 72, 80.

[2]) Literatur: Sanio, Vergl. Untersuchungen, S. 402. Möller, Holzanatomie, S. 42. Solereder, System. Anatomie, S. 816.

im ersten Frühjahrholze den größten Teil des Jahresringes aus; sie setzen dicht an der Jahresgrenze an, berühren sich oft in tangentialer Richtung miteinander oder bilden kleine Gruppen. Im Herbstholz haben sie bedeutend kleineren Durchmesser (0,012 mm), sind unregelmäßig zerstreut und liegen meist isoliert. — Die Tracheiden liegen ohne Reihenstellung zu einander in unregelmäßigem Verbande. — Ausnahmsweise findet man in einzelnen Tracheiden vereinzelte, nach innen vorspringende Wandverdickungen in Form stumpf zylindrischer Zapfen oder quer von einer Seite zur anderen gehender Balken. — Das Libriform besteht aus mäßig verdickten Fasern, deren Holztüpfel meist in regelmäßigen Längsreihen liegen; im Frühjahrholz sind die die großen Gefäße umgebenden Holzfasern relativ weitlichtig. — Die Holzparenchymzellen nehmen keinen besonderen Anteil an der Bildung des Xylems und sind im Jahresring nur in wenigen Zellen, zwischen den Tracheiden gelegen, vertreten. — Die Markstrahlen sind 1—2 schichtig, ihre Zellen sind verdickt, schmal und gegen Gefäße reich getüpfelt. — Bezüglich des Markes sei nach Mentovich für Hippophaë erwähnt, daß dasselbe heterogen ist und aus einer peripheren Partie von kleineren dickwandigen und aktiven Zellen und aus einem zentralen Zylinder mit stärkefreien und schon nach Ablauf eines Jahres leeren Zellen besteht.

Was den Stärkegehalt anbetrifft, so ist bei Bäumen, welche Ende Juni gefällt worden sind, im Splint starke Anhäufung von Stärkekörnern nachzuweisen, der braune Kern und der periphere Teil des Markes führen nur in vereinzelten Zellen Stärkekörner.

Hippophaë rhamnoides ist an der Samlandküste eine sehr häufige Wirtspflanze für Polyporus igniarius, welcher sowohl an getöteten als auch an lebenden Bäumen sich vorfindet. Der Vorgang der Ausbreitung der Krankheit ist folgender: Als Infektionsquelle kommen in den allermeisten Fällen Aststummel in Betracht. Die Zersetzung beginnt mit einem Farbenumschlag des Kernes, indem der gesamte Holzkörper bis auf einen schmalen Splint rot bis sepia-braun gefärbt wird. Dann tritt zunächst ein Hellerwerden und eine makroskopisch sichtbare Zerstörung des mittleren Sommerholzgewebes eines jeden Jahresringes ein, welche nun langsam von innen nach außen im Holzkörper peripher fortschreitet. So kommt es allmählich zur Ausbildung des sepiafarbenen Wundkernes zwischen weißfaulem und gesundem Holz. Eine Grenzlinie zwischen beiden Holzteilen oder andere feine schwarze Linien fehlen bei Hippophaë vollständig.

Die mikroskopische Untersuchung ergibt folgendes: Der gesunde Splint des weißfaulen Stammes besteht nur noch aus 1—2 Jahresringen, welche, wie Fig. 13 zeigt, noch an einer Stelle auf eine längere Strecke hin unterbrochen sind. Und doch hatte der Baum eine voll-

ständig normal ausgebildete Laubkrone entwickelt. Der schmale und unterbrochene Splintmantel genügt infolgedessen, um den vollen Wasserstrom zu leiten, haben wir doch bekanntlich in der Robinie ebenfalls ein Beispiel, daß normal ein einziger Jahresring zur Leitung des gesamten Wasserstromes genügt. Solange noch ein Teil der vital notwendigen Organe, Rinde, Cambium und wasserleitender Splint, der Vernichtung durch den Pilz entgangen ist, kann immer neuer Holzzuwachs das ersetzen, was im Innern getötet worden ist. So erklärt sich das exzentrische Wachstum des Stammes in Fig. 13. Der schmale gesunde Splint führt weit weniger Stärke als andere normale Bäume; sie scheint zum Aufbau der Laubkrone verwendet worden zu sein, und nur ein kleiner Teil kann als Reservematerial abgelagert werden.

Der Wundkern (wie auch das weißfaule Holz) ist vollständig stärkefrei und führt vereinzelte Thyllen, welche schwach rot-braun gefärbt sind. Der Kernstoff kommt mehr oder weniger in allen Zellelementen vor und hat ihre ebenfalls rot-braun gefärbten Membranen infiltriert. Das Mycel hält sich vorwiegend in den Gefäßen des Frühjahrholzes auf und greift nie auf das dicht angrenzende Herbstholz über. Die Form und Farbe der Hyphen richtet sich nach dem Vorhandensein des Kernstoffes. Fehlt er, so sind die Hyphen vereinzelt, farblos und mit einer stärker lichtbrechenden Membran versehen und 1—2 μ im Durchmesser; gelb-rot gefärbte, in kompakter Masse vorkommende, dickere (2—3 μ) Hyphen überwiegen in Gefäßen, in welchen der rote Inhaltsstoff wandständig ist oder das Lumen vollständig erfüllt. Im letzteren Falle durchwachsen sie den Kernstoff und lassen bei nachträglicher Auflösung deutliche Spuren ihres Durchzuges erkennen. Beide Arten von Hyphen können auf ihrer Oberfläche mehr oder weniger kleine hellrote oder farblose Kügelchen mit sich führen. Irgendwelche chemische Veränderungen erleidet das Holz des Wundkerns durch diese Hyphen nicht.

Ähnlich wie der Wundkern verhält sich das Mark mit dem angrenzenden Jahresring. Beide bleiben im weißfaulen Holz dunkelbraun gefärbt und hart. Trotz der Großlumigkeit der Zellen des inneren Markes entwickelt sich in ihnen relativ nur wenig Mycel; es besteht aus einzeln verlaufenden, dünnen und farblosen Hyphen, welche die Wände auf dem geradesten Wege nicht allzu häufig perforieren. Die Hyphen führen, ebenso wie die des Wundkerns, den Kernstoff in Form von kleinen Tröpfchen auf ihrer Oberfläche. — Während die großen Zellen des Marks den roten Inhaltsstoff nur als Wandbelag haben, sind die äußeren kleinlumigen und dickwandigen Zellen mit ihm vollgepfropft. Das wenige Mycel in ihnen beschränkt sich auf häufige Perforationen der Zellmembranen.

Das Schwammholz ist schmutzig grau-weiß gefärbt; die helleren Porenringe des Frühholzes sind durch 1—2 mm breite dunkelbraune Linien ersetzt, welche die Jahresgrenzen noch schärfer erkennen lassen; sie verdanken einer starken Anhäufung des Kernstoffes im letzten Herbst- und ersten Fühjahrholze ihre Entstehung. Die Zellen dieser Gewebekomplexe sind häufig unverändert und unzersetzt erhalten, und es scheint den Pilzenzymen durch die Volumausfüllung, die mit einer gleichzeitigen braunen Inkrustierung der Membranen verbunden ist, ein vorläufiger Einhalt in der Zersetzung gesetzt zu werden. Hat doch in ähnlicher Weise Fritzsche[1]) bei Untersuchungen über die Kernholzbildung gefunden, daß „die Zellmembranen für Diastase sehr undurchlässig werden, was eine Auflösung der Stärke im Kernholz durch Enzyme sehr unwahrscheinlich macht.“ So erstrecken sich die Zersetzungserscheinungen vorwiegend auf das mittlere Sommerholz; sie stellen keinen einheitlichen Typus dar, sondern können auf mannigfache Weise zu ihrem Endergebnis, d. i. der Aufzehrung der Libriformsubstanz, gelangen. Es können die Membranen der Holzfasern auf feine Wände reduziert werden und ihre Hoftüpfel aufgelöst und erweitert werden, oder aber es finden in größeren Zellkomplexen häufige Perforationen durch Hyphen statt, welche ihren Ursprung aus dem Lumen der Gefäße nehmen. In allen Zersetzungsstadien tritt mit Phloroglucin und Salzsäure deutliche Holzreaktion auf.

Das weißfaule Holz zeichnet sich durch besondere Mycelarmut aus. Das feine farblose Mycel, das bei allen anderen untersuchten Wirtspflanzen in ungeheurer Dichte alle Zellelemente, sowohl in weniger als auch stark zersetztem Holz, erfüllen kann, fehlt bei Hippophaë vollständig; es konnte in drei verschiedenen Wirtspflanzen, von denen eine bereits durch den Pilz getötet war, nicht nachgewiesen werden. Demnach haben wir dem feinen hyalinen Mycel nicht allein die Ausscheidung der Enzyme, welche die Holzelemente so regelmäßig verdünnen, zuzuschreiben. An Stelle der fehlenden Mycelart sind hierin ähnlicher Weise die Gefäße des Sommerholzes mit sehr gleichmäßigen, dickeren Fäden (2—3 μ Durchmesser) vollständig erfüllt; von hier aus gehen vereinzelte Hyphen ins benachbarte Libriform und verursachen häufige Perforationen. Infolge der stärkeren Zerstörung des mitleren Teiles m Jahresring kommt es, besonders beim Spalten des Holzes, im Sommerholz, und nicht, wie man erwarten könnte, am großporigen Frühholz, zur Trennung oder Loslösung in einzelne Teile.

Grenzt das weißfaule Holz an die Rinde, so stirbt diese infolge der gleichzeitigen Tötung des Cambiums ab; in sie gehen vom zer-

---

[1]) Fritzsche, Die Lebensdauer und das Absterben der Elemente des Holzkörpers. S. 51.

setzten Holze nur wenige Hyphen hinein. Nur bei unmittelbarer Berührung des Fruchtkörpers mit der Rinde wird diese von innen, vom angrenzenden weißfaulen Holz aus, zersetzt, indem Mycelanhäufungen die lockeren und dünnwandigen Bastparenchymzellen zerstören. Die in kompakten Bündeln auftretenden Bastfasern, deren Lumina mit Kernstoff ebenfalls erfüllt sein können, bleiben zusammenhängend und erleiden nur wenige Perforationen, chemische Lysis oder Dünnerwerden der Zellen von innen nach außen ist nicht beobachtet.

III. Zusammenfassende Betrachtung.

Durch die vorliegenden Untersuchungen wird Marzells[1]) Angabe bestätigt, daß, in großen Zügen betrachtet, das Mycel einer bestimmten Pilzart an dem Holze verschiedenartiger Bäume Zersetzungserscheinungen veranlaßt, welche in bezug auf Verlauf und Endresultat große Ähnlichkeit miteinander haben. Aber wie er schon selbst hervorhebt, sei es wünschenswert, daß durch künftige Untersuchungen noch weitere Zersetzungsprozesse untersucht würden, und in der Tat lassen sich zu Hartigs und seinen Beobachtungen über Polyporus igniarius eine Reihe neuer Erscheinungen hinzufügen, die in diesem dritten besonderen Abschnitte mit dem, was wir über die Biologie anderer Hymenomyceten wissen, zusammengefaßt betrachtet werden mögen. Fassen wir zunächst die in weißfaulem Holze sich vorfindenden Inhaltsbestandteile der Zellen, insbesondere den roten Körper, mehr ins Auge.

1. Der Kernstoff.

Der rote Körper spielt, wie wir gesehen haben, nicht nur bei der Bildung des Wundkerns und der Farbe des Schwammholzes eine große Rolle, sondern auch bei der Nahrungssuche des Parasiten und bei der von dieser abhängigen Form des Mycels; es ist daher angebracht, auf seine Entstehung und chemischen Eigenschaften näher einzugehen. Jedoch soll dabei vom Gummi in Hohlräumen, wie es uns bei der Kirsche entgegentritt und durch Verquellung von Zellwandungen entsteht, abgesehen werden; dieses Gummi ist in jeder Beziehung anderer Natur. Da der rote Körper bei der Kernholzbildung und bei pathogenen oder künstlichen Wundverschlüssen eine auffallende Begleiterscheinung darstellt, ist es erklärlich, daß er wegen seines vielseitigen Vorkommens und seiner großen Wichtigkeit in der Pflanzenphysiologie und -pathologie schon häufig (u. a. Frank und seine Schüler) bear-

---

[1]) Marzell, Über einige durch Pilze verursachte Zersetzungsprozesse des Holzes, S. 17.

beitet worden ist, und sein Problem galt als erledigt. Die genauere Besprechung der älteren Literatur findet sich bei Praël[1]), der neueren bei Münch[2]). Je nach dem Auftreten des roten Körpers wird er „Wund-“ oder „Schutzgummi“, „Holzgummi“, „Schutzbassorin“ usw. genannt, und man betrachtet seine Substanzen als Gummisekretionen der Parenchymzelllen, die den Zweck haben sollen, im Verein mit Thyllen oder an Stelle derselben die verwundeten Gefäße zu verstopfen und dadurch den Druck der Gefäßluft vom Atmosphärendruck unanhängig zu erhalten oder, was auch bestritten wird, gegen Pilze und Fäulnis zu schützen. Gegen diese herrschende Anschauung wendet sich Münch, welcher, gestützt auf erfolgreiche Untersuchungen auf dem Gebiete der Baumkrankheiten, den Nachweis bringt, daß der rote Körper nur in absterbenden, niemals in lebenskräftigen Zellen vorkommt, während Frank und andere angenommen haben, daß der Wundgummi durch die Tätigkeit lebender Zellen entstehe. Über seine Herkunft und Entstehungsart schreibt Münch[3]): „Dieser Stoff ist kein Sekret lebender Zellen; er entsteht nach dem Absterben der Zellen und zwar als Oxydationsprodukt des Zelleninhaltes, vielleicht auch daneben einzelner Bestandteile der Zellwand oder des Holzsaftes.“ — Weil die Natur dieser Ausbildungsmassen von Th. Hartig schon im wesentlichen zutreffend erkannt und gewürdigt sind, führt Münch die Bezeichnung dieses Forstbotanikers in die Literatur wieder ein und nennt ihn „Kernstoff“. Meine mikroskopischen Untersuchungen haben zum größten Teile die Versuche Münchs bestätigt, und so soll der rote Körper im Folgenden auch als Kernstoff bezeichnet werden. Münch hat die Kernstoffbildung an Pappelzweigen (Populus balsamea) und an Buchenholz studiert und sich stets durch Proben der Plasmolyse davon überzeugt, daß die mit rotbraunen Massen vorkommenden Zellen infolge Tötung durch Pilze oder Vertrocknung bereits abgestorben sind. Der flüssige Vakuoleninhalt oder einzelne Bestandteile desselben gerinnen einige Zeit nach dem Tode der Zelle plötzlich zu dickflüssigen, braunen, bald zusammenfließenden Tropfen, die dann fest und spröde werden. Die den Kernstoff liefernden Flüssigkeiten treten nun nach dem Absterben des Plasmaschlauches aus der Zelle, werden in das Libriform, die Tracheiden und Tracheen sezerniert und treten in ihnen an der Innenfläche der Membranen als tropfenförmige Ballen, Wandbeläge oder vollständige Lumenausfüllung von farbloser oder von mehr oder weniger gelber bis brauner Farbe auf. In dieser Form ist er uns bei allen untersuchten Wirtspflanzen des Polyporus

[1]) Praël, Schutz- und Kernholz der Laubbäume.
[2]) Münch, Krankhafte Kernbildung.
[3]) Münch, Krankhafte Kernbildung, S. 533—540.

igniarius entgegengetreten. Fragt man sich nun, welches die Stoffe sind, aus denen der Kernstoff entsteht, so kann das in den Vakuolen aufgespeicherte flüssige oder feste Material allein unmöglich das Bildungsmaterial liefern, zumal wenn seine ungeheure Ansammlung im Wundkern in Betracht gezogen wird. Andererseits sind leicht die Angaben Strasburgers[1]) zu widerlegen, welcher behauptet, daß die fragliche Substanz vornehmlich auf Kosten der Stärke erzeugt und in die leblosen Elemente ausgesondert wird, da eine Reihe von Wirtspflanzen selbst im Winter nur wenig oder gar keine Stärke im Hauptstamm aufzuspeichern pflegen. Auch der Gerbstoff kommt in der Hauptmasse nicht in Betracht, sind doch z. B. im Rotbuchenholz[2]) nur sehr geringe Mengen sowohl im gelösten Zustand als auch in der Wandungssubstanz davon vorhanden.

So müssen wir zurzeit für die Entstehung des Kernstoffes in erster Linie den Zellinhalt (Plasma, Stärke, Gerbstoff) heranziehen, jedoch die Möglichkeit einer Membranausscheidung dabei nicht aus dem Auge lassen. In den Gefäßen bildet er sich wohl nicht durch Desorganisation der innersten Wandschicht, die im Gegenteil ihre Verdickungen usw. auch da zeigt, wo sie von Kernstoff bedeckt ist, sondern entsteht vielleicht aus den häufig dunkel rot-braun gefärbten Thyllen oder aber — und dies ist das häufigere — gelangt durch die Wand hindurch von den benachbarten Zellen in die Gefäße hinein.

Wie neuere Untersuchungen[3]) gezeigt haben, sind die die Rötung des Erlenholzes verursachenden Stoffe ganz analoge Bildungen wie der Kernstoff. Infolgedessen verdanken wir Neger nähere Untersuchungen über das Verhalten des Kernstoffs gegen gewisse chemische Reagentien. Beide Vorgänge, sowohl die Wundkernbildung als auch die Rötung des Erlenholzes sind gebunden an Luftzutritt, ferner an ein größeres Maß von Feuchtigkeit und als dritten Faktor an tote Zellen. Die charakteristischen Eigenschaften des Kernstoffes sind folgende: Er ist löslich in kochender Salpetersäure und nach längerer, etwa halbtägiger Einwirkung auch in Eau de Javelle; in Wasser quillt er dagegen nicht auf (Unterschied vom Gummi in Gummidrusen). In Alkohol, Äther, konzentrierter Schwefelsäure, konzentrierter kalter Salpetersäure, konzentrierter Kalilauge ist der Kernstoff unlöslich. Infolge dieses passiven Verhaltens gegen eine Reihe von Reagentien und des Umstandes, daß er selbst stark oxydierenden Agentien, wie Javellescher Lauge ziemlich großen Widerstand entgegensetzt, schließt Neger, daß wir es mit einem schwer zersetzbaren, hochmolekularen Körper zu tun haben,

---

[1]) Strasburger, Praktikum, S. 279.

[2]) Hartig-Weber, Das Holz der Rotbuche, S. 30.

[3]) Neger, Die Rötung des frischen Erlenholzes, S. 96.

vielleicht mit einem Polymerisationsprodukt, welches wohl bei Zutritt von Sauerstoff aus einfacheren, ursprünglich in der lebenden Zelle enthaltenen Substanzen entstanden ist.

Was endlich die Form des Kernstoffes anbetrifft, so kann sie in den verschiedenen Holzelementen ungleich ausfallen. In den Parenchymzellen überwiegen krümelig-körnige und daher weniger lichtbrechende Massen oder feuerrote kugelige oder längliche Tröpfchen von wechselnder Größe. Im Libriform und in den Gefäßen finden sich dagegen hellrote, vollständige homogene Massen, dieselben entweder ganz erfüllend oder nur längs der innern Wände auskleidend. Bei diesen zwei Formen des Kernstoffes hat Lindroth[1]) auch verschiedenes chemisches Verhalten gegen organische Reagentien beobachtet: „Interessant ist es, daß der in Markstrahlen vorkommende Holzgummi (gemeint ist unser Kernstoff) von demjenigen der Libriformfasern und Gefäße verschieden zu sein scheint. Kocht man nämlich dünne Schnitte in Milchsäure, so wird der braune holzgummiartige Stoff der Markstrahlen erst fast hyalin, nimmt dann eine sehr schwache, jedoch wahrnehmbare und oft sogar sehr deutliche rötliche Färbung an und scheint in diesem Stadium in den Zellen fast aufgelöst zu sein. Bei ein wenig längerem Kochen trübt sich aber der Inhalt der Zellen und nimmt zuletzt eine schmutzig braungelbe Farbe an, und unterscheidet sich jetzt nicht mehr von dem in den Gefäßen vorkommenden Holzgummi. — Weil der Holzgummi in den Libriformfasern und den Gefäßen beim Kochen in Milchsäure die oben erwähnten Farbenveränderungen nicht zeigt, möchte man annehmen dürfen, daß dieser Holzgummi nicht identisch ist mit dem ähnlichen Stoffe in den Markstrahlen, sondern vielleicht ein Oxydationsprodukt derselben darstellt.“ Es ist vielleicht zu vermuten, daß die Sezernierung des Kernstoffes aus Parenchymzellen ins Libriform und in die Gefäße mit chemischen Umsetzungen ganz geringer Art verknüpft sind, welche zunächst nur durch ganz feine Farbenveränderungen sichtbar werden, oder aber bei der Bildung des Kernstoffes in den zuletzt genannten Zellen könnte neben der Sezernierung noch die Ausscheidung aus der Zellmembran im Sinne Franks eine wenn auch nur untergeordnete Rolle mitspielen. Diese beiden von Lindroth gefundenen chemisch verschiedenen Modifikationen des Kernstoffes werden augenscheinlich auch von den Pilzenzymen angegriffen. Der Kernstoff wird, wie weiter unten ausführlicher zu erklären ist, im zersetzten Baum von den Hyphen unter anderm als Nahrung benutzt und nimmt im stark weißfaulen Holz sichtlich ab. Dabei läßt sich die Beobachtung machen, daß er in vielen Wirtspflanzen häufig zuerst in Parenchymzellen, obwohl sie

[1]) Lindroth, Zersetzungserscheinungen des Birkenholzes, S. 399.

weniger der Zersetzung anheimfallen, verschwindet und erst später im Libriform, sodaß der aus weniger oxydiertem und verändertem protein- oder stickstoffhaltigem Material bestehende Kernstoff anscheinend gegen den durch chemische Umsetzung gebildeten Zellinhaltsstoff, der von Enzymen schwerer aufgelöst werden kann, bevorzugt wird.

2. Der Wundkern.

Mit dem Kernstoff hängt die Bildung des Wundkerns aufs engste zusammmen. Wie wir gesehen haben, wird bei allen untersuchten Wirtspflanzen (außer Eiche) zwischen dem kranken und gesunden Holz eine mehr oder weniger breite (1—3 cm) braune Zone gebildet. Die Braunfärbung dieser Zone ist verursacht durch überaus reichliche Ansammlung des Kernstoffes in allen Zellen und ferner durch eine bräunliche Färbung der Holzfasermembranen selber. Die früheren Forscher (Frank u. a.) wollten in ihr eine Übereinstimmung mit dem echten Kernholz oder eine Schutzeinrichtung der Pflanze gegen das weitere Vordringen sehen, und daher treten uns für den Wundkern eine Reihe von Bezeichnungen entgegen, wie Schutzkern, Kernholz, Schutzholz, Schutzzone. Ein anderer Autor, Krull[1]), welcher eine schwarz-braune, schmale Zone am Buchenholz bei Polyporus fomentarius beobachtet hat, nennt diese „Demarkationslinie.“ Es ist aber hervorzuheben, daß die ersten Pathologen auf dem Gebiete der Baumkrankheiten die Erscheinung richtiger erkannt haben. Willkomm[2]) sagt: „. . . Die erwähnte stückige oder krümmige, darmähnlich gewundene Masse (gemeint ist der Kernstoff) findet sich übrigens nicht bloß in und zwischen solchen in Auflösung begriffenen Zellen, sondern oft schon beim ersten Beginn der Krankheit in den Markstrahl- und auch in einzelnen Holzzellen. Ja, sehr oft ist dies das erste Sympton der beginnenden Krankheit.“ Noch präziser drückt sich R. Hartig aus, indem er die Bräunungen direkt als „erstes Stadium von Zersetzung des Holzes“ oder als „Wundfäule“ erklärt, und diese Auffassung hat Münch gegen die Frank'sche Anschauung durch Versuche bestätigt und wieder zur Geltung gebracht. Allein seine neue Bezeichnung[3]) „Schutzkernumrandung“ trifft auch nicht zu, da, wie schon bei den einzelnen Wirtspflanzen beschrieben worden ist und gleich noch einmal zu betonen sein wird, die braune Zone Hyphen aufweist und nicht als Schutz gegen weiter vordringende Zersetzung anzusehen sein kann. Die Zone enthält, wie das echte

[1]) Krull, Über den Zunderschwamm (Polyporus fomentarius), S. 132.
[2]) Willkomm, Die mikroskopischen Feinde des Waldes, S. 75.
[3]) Münch, Versuche über Baumkrankheiten, S. 401.

Kernholz, Kernstoff, dessen Bildung aber nicht durch Absterben des Zellinhaltes infolge Außerfunktionsetzung wie im Kern, sondern auf direkte Einwirkung von Pilzfermenten zurückzuführen ist und daher eine krankhafte (pathogene) Verkernung darstellt; aus diesen Gründen schließe ich mich dem zuerst von Lindroth geprägten Namen „Wundkern" an. Diese ganzen Erscheinungen hängen eng mit dem Kapitel über den „falschen Kern" zusammen, und da wir den Wundkern bei allen untersuchten Wirtspflanzen, außer Eiche, von der wir wissen, daß sie ein echtes Kernholz bildet, finden, so kann auch bei allen Wirtspflanzen (außer Eiche) ein unechter Kern gebildet werden, bei dessen Entstehung wir dementsprechend unter anderen Pilzen auch Polyporus igniarius in Betracht zu ziehen haben[1]).

Die Farbe des Wundkerns ist bei den einzelnen Wirtspflanzen sehr verschieden. Sie schwankt zwischen rot-braun, braun, terrasiena, braun-violett und weist häufig selbst am gleichen Holzstück Farbennüancen auf, die ihren Grund lediglich in verschiedenen Zersetzungs- und Oxydationsstufen haben. Die Farbe kann nur an frisch durchsägten Schnittflächen bestimmt werden, denn schon nach Verlauf von einigen Stunden wird sie grau, verschwommen und verblaßt schließlich. Nach dem weißfaulen Holz zu ist der Wundkern am dunkelsten, nach der Rinde wird er etwas heller und kann entweder sich gegen den gesunden Splint durch die Farbe scharf abheben oder aber durch Abtötung langsam in diesen übergehen. Diese Verschiedenheit in der Farbe steht mit der Frage über die Entstehung des Wundkerns und dem allgemeinen Gang der Zersetzung in enger Beziehung. In den dunkleren Partien enthält der Wundkern bereits vereinzelte Hyphen — meist zu wenigen vereint in den Gefäßen, seltener im Libriform — und Tracheen und Libriform sind vollständig mit dem Kernstoff verstopft; in den helleren Partien dagegen ist der Kernstoff außer in Parenchymzellen nur in diesen Zellelementen, in Form von farblosen oder hellrot gefärbten Tropfen oder Wandbelägen vorhanden und eine Membranverfärbung durch ihn findet seltener statt. Die Zellen der helleren Partien des Wundkerns, die das allererste Stadium einer sichtbaren Zersetzungserscheinung in einem lebenden Baume darstellen und stets frei von Hyphen sind, können nur in der Weise getötet sein, daß Enzyme eines Mycels, welches außerhalb ihres Bereiches weiter im Bauminnern im schon

---

[1]) Auf die große Ähnlichkeit des falschen Kernholzes mit dem Wundkern weist auch Fritzsche hin (S. 43, 44). Er fand den falschen Kern ganz allgemein in allen älteren Stämmen der von ihm zahlreich untersuchten Splinthölzer (Alnus, Betula, Carpinus usw.) und spricht ihm dieselben Funktionen und Eigenschaften wie dem Schutzholz (Wundkern) zu, eine Annahme, die nach oben angeführten Gründen nicht haltbar ist.

zersetzten Holz vorkommt, nach außen hin durch einen eventuellen Wasserstrom verschleppt worden sind. Es geht somit dem Pilzbefall eine makroskopisch sichtbare Bräunung voraus; welche Hyphen jedoch die Pilzfermente, durch welche die entfernt liegenden Zellen getötet werden, abscheiden, ob die wenigen dickeren im inneren Wundkern oder das im dichten, feinen Filz vorkommende Mycel im eigentlichen weißfaulen Holz, läßt sich mit Bestimmtheit nicht angeben. Interessant ist die Tatsache, daß Münch bei künstlichen Infektionen der Rotbuche (Fagus silvatica) mit ganz verschiedenen Pilzen, z. B. Stereum rugosum, Stereum hirsutum, Polyporus igniarius, in der Bräunung des Wundkerns dieselbe Farbendifferenz, eine hellbraune Umgebung und eine dunklere Umrandung, unterscheiden konnte, ein Beweis für die noch unten zu erörternde Widerlegung des Hartigschen Gesetzes, daß bei Bäumen aus dem spezifischen Krankheitsbild mit Sicherheit auf den Parasiten geschlossen werden kann. Münch gibt auch noch eine ausführliche und zutreffende Begründung für die ungeheuer starke Substanzanreicherung, die gerade im Wundkern stattfindet und dadurch eine dunkel-braune Farbe bedingt. Es sollen Pilzfermente bei entsprechender Verdünnung ihre tötliche Wirkung in eine wachstumfördernde Reizung umkehren und dadurch eine gesteigerte Zufuhr von Bildungsstoffen in die lebende Umgebung der abgestorbenen Holzteile bewirken. Durch den in radialer Richtung nur langsam vordringenden Pilz und seine diffundierenden oder durch den Wasserstrom verschwemmten Enzyme werden dann diese vorher substanzreicher gewordenen Partien ebenfalls abgetötet, die Zellinhaltsstoffe oxydieren, womit die Verkernung vollendet ist. Mit der Substanzansammlung ist eine leicht feststellbare Gewichtszunahme und deutliche Härte des gesamten Wundkerns bei allen untersuchten Wirtspflanzen verbunden. Wo jedoch andere konzentrische Wundkernringe auftreten und der innerste von ihnen mitten im weißfaulen Holz schon stark der Zersetzung anheimgefallen ist, ist auch eine nachträgliche Abnahme des Kernstoffes und damit eine Gewichtsverminderung des schon fertig gewesenen Wundkerns zu beobachten.

Außer der Bildung des Kernstoffes und der damit verbundenen Gewichtsvermehrung ist bei vielen, aber nicht allen Wirtspflanzen von Polyporus igniarius die Entstehung zahlreicher Thyllen charakteristisch, zu deren Anregung ebenfalls der Reiz verdünnter Pilzausscheidungen angesehen werden kann, jedoch mit der Voraussetzung, daß die Thyllen vor dem Kernstoff noch aus lebenden Zellen ihre Ausstülpung erfahren. Mit der Verschwemmung der Enzyme ist auch eng die Erscheinung verbunden, daß der Wundkern nach der Rinde zu nachträglich im Laboratorium sich vergrößern kann, so daß durch ein Fortschreiten der braunen Zone die Zersetzung des gesunden Holzes angezeigt wird.

Diese Erweiterung kann im Verlaufe von ein bis zwei Wochen nach der Fällung des Baumes den Wundkern um das Doppelte verbreitern, hört dann aber, wenn der schwammige Holzblock trocken gehalten wird, vollständig auf.

Die neue im Laboratorium entstandene Zone ist ebenso wie der äußere, hellere Teil des Wundkerns vollständig mycelfrei und hell gelb-braun, und Lindroth[1]) erklärt ihre Bildung durch eine kombinierte Einwirkung des Sauerstoffs der Luft und des Pilzes.

Während das gesunde Holz durch den erheblich dunkleren Wundkern gegen das Schwammholz getrennt ist, hebt sich letzteres gegen das weißfaule Holz durch die „Grenzlinie", die beim Anfeuchten noch deutlicher hervortritt, scharf ab. Sie ist bei allen Wirtspflanzen, die einen deutlich ausgebildeten Wundkern führen, vorhanden, fehlt also dementsprechend bei der Eiche. Die mikroskopische Untersuchung ergibt, daß in der ungefähr 1—3 Zellen breiten Linie eine besonders starke Anhäufung des Kernstoffes stattgefunden hat, und daß in diesem, man könnte sagen, wie eingekittet, eine Mycelansammlung zu beobachten ist, deren Hyphen in den Gefäßen starke blasen- oder thyllenartige Erweiterungen erfahren haben. Schreitet nun die Zersetzung des Holzes in radiärer Richtung weiter fort, so wird auch der Kernstoff im Wundkern und zwischen diesen Hyphen vom Pilz verzehrt, ein neuer Wundkern und dicht an ihm eine neue Grenzlinie, weiter nach der Rinde zu gelegen, gebildet, aber die braunen dicken oder blasigen Hyphen erleiden keine nachträgliche Auflösung, sondern bleiben erhalten, finden sich dann im Schwammholz als feinere Linien wieder und geben uns, als ursprüngliche Grenzlinien, einen Aufschluß über die frühere Verbreitung des weißfaulen Holzes.

Näher möge auf diese primären und sekundären Grenzlinien an dieser Stelle nicht eingegangen werden; sie sollen im nächsten Kapitel über das Mycel im Holze eine ausführlichere Erörterung finden.

Dagegen möge zum Schlusse die Frage erörtert werden, welche Funktion der Wundkern hat. Die älteren Autoren (Frank, Temme, Praël usw.) sahen in ihm, entsprechend der Namengebung „Schutzzone", eine Schutzwirkung gegen Zersetzung, indem die Gummibildung und Thyllenbildung einen hermetischen Verschluß herbeiführen sollte. Allein im speziellen Teil meiner Untersuchung ist ausdrücklich hervorgehoben worden, daß nicht bei allen Wirtspflanzen im Wundkern eine Thyllenverstopfung einzutreten braucht und ferner erliegen auch diese Bildungen durch die Hyphen einer Perforation, deren Löcher nachträglich bedeutend erweitert werden. Ist die Kernstoffansammlung eine besonders starke und erstreckt sie sich auf alle

[1]) Lindroth, Zersetzungserscheinungen des Birkenholzes, S. 398.

Zellelemente, so kann sie, wie Münch sagt, „eine zufällig nützliche Nebenwirkung einer im übrigen schädlichen Zersetzung sein“, und bei gleichzeitiger Thyllenbildung können beide Faktoren wenigstens dazu beitragen, daß die Verschleppung der schädlichen Pilzfermente im Holzkörper auf- und abwärts verlangsamt wird; gleichzeitig kann dem Pilz Luft abgeschnitten werden und der Zersetzung infolge des langsamen anaëroben Wachstums zum Teil vorgebeugt werden. Lindroth[1]) legt dem Wundkern einmal im Sinne Franks eine Schutzbedeutung bei, indem dieser der Verbreitung des Mycels im Holze einen gewissen Widerstand leistet, ferner schließt er sich aber auch v. Tubeuf an, daß der Wundkern deshalb ausgebildet wird, weil in dem Baume der negative Luftdruck wieder hergestellt werden muß. — Ich kann diesen Ansichten nicht beistimmen. Der Wundkern ist bereits ein Zersetzungsstadium. Bei der Entstehung des Wundkerns dringen die in ihm vorhandenen Hyphen auf Kosten des Kernstoffs, den sie als Nahrung benutzen, radiär langsam weiter und vergrößern auf diese Weise allmählich das weißfaule Holz, machen einzelne Partien des Wundkerns mürbe. Bei gelegentlicher Durchbrechung des Splintes und der häufigen Benutzung abgestorbener Seitenäste werden auch diese Teile zersetzt und lassen atmosphärische Luft wohl zur Genüge in das Innere des Baumes gelangen.

3. Das Mycel im Holze.

Das Mycel des Pilzes hat ein sehr verschiedenes Aussehen, je nachdem es in noch wenig zersetzten Partien des Holzes oder in den stark zersetzten Teilen des Stammes sich aufhält. Ferner ist hervorzuheben, daß verschiedene typische Formen desselben bei einzelnen Wirtspflanzen vollständig fehlen können; ich erinnere nur daran, daß blasenförmige Hyphen nicht bei allen und daß blasig-schaumige überhaupt nur an wenigen Hölzern vorkommen. In diesem Abschnitt sollen daher alle Hyphenarten des Polyporus igniarius, unabhängig von seinen einzelnen Wirtspflanzen, einer vergleichenden morphologischen und physiologischen Betrachtung unterzogen werden.

Beginnen wir zunächst mit dem Mycel des Wundkerns. Es besteht aus sehr dicken, bräunlich-gelben, mehr oder weniger reich septierten Hyphen, die meist isoliert bleiben und sich zu mehreren vorwiegend in den Gefäßen aufhalten, welche sie in der Längsrichtung des Stammes durchziehen. Eine zweite Mycelform kommt im Libriform vor; es sind besonders dicke (häufig 4—8 μ), etwas platt gedrückte, stets einzeln liegende Hyphen mit ausgesprochener Horizontal-

[1]) Lindroth, S. 399.

verbreitung, so daß man auf einem Querschnitt zuweilen den ganzen Verlauf eines Pilzfadens, in einem größeren Zellkomplex hindurchwindend, sehen kann. Diese Hyphen, die sich wenig im Zellumen aufhalten, also gerade durch das Holz hindurchwachsen, können zahlreiche kleine oder größere, farblose und stark lichtbrechende oder gelb-braun gefärbte Tröpfchen auf der Oberfläche mit sich führen, welche die gleichen physikalischen und chemischen Eigenschaften wie der Kernstoff, insbesondere die Widerstandsfähigkeit gegen Alkalien und konzentrierte Säuren, aufweisen. Münch[1]), der diese Erscheinung nur bei Buche und Pappel kennt, erklärt sie in der Weise, daß die braunen Tropfen in den Parenchymzellen von den Pilzfäden aufgenommen und an anderer Stelle wieder unverändert abgeschieden werden sollen, geht aber in seiner Vermutung zu weit, wenn er die Erhöhung des spezifischen Gewichtes des Wundkerns neben anderen Faktoren auch dem Transport der ausgeschiedenen braunen Tropfen durch Pilzfäden zuschreiben will. Die Pilzsekrete kommen nicht an allen Hyphen vor und machen wohl im Vergleich zu der relativ übergroßen Kernstoffmasse einen so minimalen Bruchteil aus, daß sie für eine Substanzvermehrung und für die Gewichtserhöhung des Wundkerns kaum in Betracht zu ziehen sind.

Zwischen Wundkern und weißfaulem Holz liegt die Grenzlinie, welche durch besondere Mycelformen charakterisiert und gebildet ist. Die Linie ist 1—3 Zellen breit, durchzieht das Holz unabhängig von seinen Elementen, sowohl über Markstrahlen als auch Gefäße und Libriform und befindet sich bald links, bald rechts von der Jahresgrenze. Je nach dem Grade der Kernstoffanhäufung hat das Mycel in der Grenzlinie verschiedene Gestalt. Sind die Gefäße zum größten Teil mit ihm erfüllt, so stecken normale dickere braune Hyphen vollständig in dem roten Inhaltskörper drin; bildet der Kernstoff innerhalb der Grenzlinie nur einen schwachen Wandbelag oder fehlt er vollständig, so können entweder blasig-schaumige oder thyllenartige Hyphen vorkommen. Die Hyphen der ersteren Mycelart sind braun, sehr kurzzellig, reich an blasigen Anschwellungen und beschränken sich nur auf die Zellen der Grenzlinie (oder vereinzelt auf die Mycelhäute), sodaß eine Perforation der Zellwand durch sie nie erfolgt. Sie bilden innerhalb des Zellumens ein unregelmäßiges Gewirr von Hyphen und sind durch den Kernstoff eng miteinander verkittet. Das thyllenartige Mycel ist durch folgende Eigenschaften gekennzeichnet: Die blasigen stets goldbraun gefärbten Hyphen haben im Querschnitt das Aussehen der Thyllen; 3—8 solcher Gebilde legen sich dicht aneinander und können zuweilen derart gegeneinander

---

[1]) Münch, Über krankhafte Kernbildung, S. 559.

drücken, daß schwach polyedrische Formen entstehen. Auf Längsschnitten glaubt man, besonders in Gefäßen, ein deutlich pseudoparenchymartiges Gewebe vor sich zu haben, welches die Lumina mehrerer hintereinander liegender Gefäße vollständig wie Füllzellen ausstopfen kann. Über die abnorme Größe solcher blasigen oder kugelrunden Auswüchse sind im speziellen Teil bei den einzelnen Wirtspflanzen genauere Angaben gemacht worden. Aber nicht nur an der Grenzlinie zwischen Wundkern und weißfaulem Holz finden sich die beschriebenen scharf gezeichneten Linien, sondern bei den meisten Wirtspflanzen auch mitten im Schwammholz; sie haben hier auf Stammquerschnitten häufig einen peripher oder konzentrisch zum Wundkern gehenden Verlauf, auf Längsspaltungen des Holzes nehmen sie zuweilen zickzackförmige Windungen an. Diese das Innere durchziehenden Linien sind mit den Grenzlinien identisch und sind als ursprüngliche, primäre Grenzlinien anzusehen. Solange sich die Weißfäule nur auf einen kleinen Teil des inneren Splintes beschränkt, liegt der sie umgebende Wundkern mit der zugehörigen Grenzlinie ebenfalls mehr im Innern des Stammes; dringt nun der Pilz radiär weiter vor, so wird auch jedes Mal der Wundkern infolge Aufzehrung seines Kernstoffes zum Verschwinden gebracht, seine Grenzlinie dagegen bleibt erhalten. So entstehen in einem typischen Falle, z. B. Pirus Malus, die mehr oder weniger konzentrisch verlaufenden Linien, welche die Grenzlinien der früher vorhanden gewesenen Wundkerne darstellen. Einen Beweis für die Richtigkeit dieser Annahme liefert Carpinus Betulus, bei welcher die Übergänge noch zu beobachten sind. Bei dieser Wirtspflanze haben die Wundkerne der Zersetzung besonders großen Widerstand geleistet und sind, wenn auch schon stark geschmälert und teilweise vom Pilz durchbrochen und weißfaul gemacht, noch mitten im Schwammholz zu mehreren vorhanden. Dabei zeigt sich, daß vor jedem Wundkern nach der inneren Seite eine Grenzlinie liegt. Würde der Baum der Vernichtung durch den Pilz noch weiter zum Opfer fallen, so würden auch diese im zersetzten Holz vorkommenden Wundkerne schließlich zum Verschwinden gebracht und weißfaul gemacht werden, ihre Grenzlinien alle erhalten bleiben. Auf diese Weise geben uns die zahlreichen Grenzlinien ein Bild von dem Gang der Zersetzung im Baum; sind viele Linien vorhanden, die in einiger Entfernung um das Mark konzentrisch verlaufen, so läßt sich daraus schließen, daß die Infizierung des Baumes zunächst nur einen kleinen, innersten Teil getroffen hat und sich dann langsam in radiärer Richtung verbreitet hat, sodaß der Pilzbefall schon einige Zeit zurückzulegen ist; andererseits, sind im größten Teil des Schwammholzes keine Linien aufzufinden, und liegen sie nur in der Nähe des zuletzt gebildeten Wundkerns, so liegt die Vermutung nahe.

daß dieses ganze weißfaule Holz ursprünglich auf einmal gebräunt und weißfaul gemacht worden ist. Es ist noch hinzuzufügen, daß Wundkern und Grenzlinie erst dann typisch zur Ausbildung gelangen, wenn makroskopisch sichtbares weißfaules Holz zu beobachten ist; z. B. ist bei Salix und Prunus domestica der Gang ihrer Bildungen zu verfolgen gewesen: Der ganze innere Splint und ein Teil des äußeren ist gleichmäßig gebräunt und führt vereinzelte Hyphen; haben diese den Kernstoff und die Zellwände zur Nahrung benutzt und dementsprechend das gebräunte Holz heller oder sogar weißfaul gemacht, so bleibt der äußerste Rand der Bräunung dunkel (Wundkern), und es kommt noch zur Ausbildung der Grenzlinie. — Zwischen der zuletzt gebildeten am Wundkern gelegenen Grenzlinie und den mitten im Schwammholz vorkommenden Linien besteht makroskopisch der Unterschied, daß letztere feiner und heller braun sind. Wie schon erwähnt, ist das Mycel in der Grenzlinie häufig mit dem Kernstoff eng verbunden oder gar verkittet; dieser Inhaltsstoff wird aber im Laufe der Zersetzung als Nahrung benutzt, von den Enzymen aufgelöst und verschwindet. So bleiben in den Linien des Schwammholzes nur die Hyphen übrig, welche dann auch besser hervortreten und genauer studiert werden können.

Die soeben beschriebenen Grenzlinien sind von einer Reihe von Autoren bei ganz entfernt stehenden Pilzen gefunden und untersucht worden. Willkomm[1]) kennt sie im rotfaulen Holz der Fichte und Kiefer und gibt zutreffend an, daß die Linien bei Eichenholz fehlen. R. Hartig[2]) erwähnt die Grenzlinien bei sehr verschiedenen Pilzen: Polyporus fulvus, Agaricus melleus, Polyporus igniarius usw.; besonders bei Agaricus melleus beschreibt (S. 60) und bildet er dieselben thyllenartigen Hyphen ab, welche den ganzen Innenraum der Gefäße ausfüllen können. Bemerkenswert sind die Mitteilungen Mayrs[3]) über Polyporus betulinus und laevigatus. Während beide Parasiten, wenn sie allein im Holze vorkommen, weder Wundkern noch Grenzlinie ausbilden, tritt, sobald sie sich beide im Innern des Holzkörpers begegnen, eine dunkelbraune „Grenzwand" auf, welche die beiderseitigen Gebiete scharf voneinander trennt. Diese Scheidewand ist nichts anderes als die Ausbildung einer Grenzlinie mit dickwandigem, blasigem Mycel und dunkelbrauner Färbung der Zellwandungen. Mayr erklärt die Bildung als eine Reizwirkung des Fermentes von Polyporus betulinus auf das Mycel des Polyporus laevigatus. Sehr eingehend beschreibt Harder[4]) bei Xylaria Hypoxylon

[1]) Willkomm, S. 81.
[2]) R. Hartig, Zersetzungserscheinungen des Holzes.
[3]) Mayr, Zwei Parasiten der Birke, S. 56.
[4]) Harder, Beiträge zur Kenntnis von Xylaria Hypoxylon, S. 442—444.

(Lin.) die Grenzlinien, die von ihm „Zonen“ genannt werden; er betrachtet die in ihnen vorkommenden anomalen Hyphen als einen Dauerzustand des Pilzes, die zum Schutze gegen störende Einflüsse gebildet werden und scheinbar eine Abgrenzung des Pilzes darstellen.

Bevor auf den Zweck der Grenzlinien eingegangen werde, sei eine andere interessante Tatsache, die eng mit ihrer Bildung in Zusammenhang steht, erwähnt. Durchsägt man einen mit lebendem Mycel von Polyporus igniarius durchwebten Baumstamm in mehrere mehr oder weniger breite Scheiben und spaltet man diese nach Verlauf von 1—2 Wochen längs, so zeigt sich, daß etwa 1—2 mm unterhalb der Oberfläche der Scheibenschnittfläche 1—3 untereinander liegende, dunkelbraune, feine Linien nachträglich im Laboratorium sich gebildet haben, welche ungefähr den unregelmäßigen Vorsprüngen und Vertiefungen des bloßgelegten Holzkörpers unmittelbar unterhalb der Oberfläche folgen. (Fig. 19.) Das Holz selbst oberhalb der Linien bis zur Oberfläche ist hell-rötlich-braun gefärbt worden, und auf der Oberfläche der Schnittfläche kann das Mycel ein dichtes Hyphenpolster gebildet haben. Die mikroskopische Untersuchung liefert den Nachweis, daß diese Linien mit den Grenzlinien im Holz oder am Wundkern völlig identisch sind. In den Linien selbst tritt dasselbe dunkelbraune Mycelgewebe mit den abnormen blasigen Auswüchsen der Hyphen auf, welche knäuel- und darmartig dicht aneinander gepreßt die Zellen völlig erfüllen. Die Rötung der Zellen oberhalb der Linien beruht auf einer Ansammlung von braun gefärbten Hyphen, welche alle in der Längsrichtung der Zellen liegen und deren nach der Schnittfläche zu gerichteten Enden zuweilen mit einer blasigen Erweiterung abschließen können[1]). Lindroth, der zuerst bei Polyporus nigricans an Birken diese dunklen Linien unterhalb der Oberfläche beobachtet hat, hält die braune Farbe des anomalen Mycelgewebes nicht für eine einfache Oxydation eines besonderen Stoffes in ihnen, sondern ist der Ansicht, daß es sich hier um tiefer liegende Veränderungen des Mycels handelt, wovon wir heutzutage fast nichts wissen. Er fährt weiter fort: „Es ist zwar sicher, daß die Luft eine ganz bestimmte Einwirkung auf das Mycel hat, aber die Ursache dieser Erscheinung ist gewiß ebenso eigenartig wie z. B. die Bildung von Wasser- und Luftblättern bei manchen Phanerogamen.“ Nicht nur

[1]) Fuchs (S. 13) hat in künstlichen Kulturen ähnliche abnorme Bildungen beobachtet, welche er in einem Einfluß auf das Wachstum der Hyphen zu erklären sucht; z. B. Hypholoma lateritium, Psalliota campestris und Collybia macrourus zeigen auf Nährgelatine ein normales Wachstum, auf Brot ein verändertes, indem eigentümliche, bucklige und kugelförmige Anschwellungen auftreten, ähnlich unserm blasig-schwammigen Mycel.

von der Einwirkung der atmosphärischen Luft, sondern auch vom Wassergehalt des Schwammholzes ist die Bildung der Linien abhängig. Wird ein weißfauler Baumstamm erst, nachdem er Monate lang in trockener Luft aufbewahrt ist, in Scheiben zerschnitten oder wenn die oben erwähnten Scheiben, die bereits braune Linien zeigen, nach längerer Zeit noch einmal zersägt werden, so entstehen keine Linien unter der Schnittfläche. (Daß das Mycel in der langen Zeit nicht abgestorben ist, zeigt der Umstand, daß es, wenn auch weniger und langsamer, über die Oberfläche wächst.) Es ist wohl anzunehmen, daß die Grenzlinien bzw. feinen braunen Linien unterhalb der Schnittfläche lediglich Reizwirkungen des Sauerstoffs der atmosphärischen Luft sind, die noch vom Wassergehalt des weißfaulen Holzes abhängig sind. Die Linien entstehen nie in den Wundkernen (Fig. 19), sondern nur im Schwammholz und lassen sich an allen Wirtspflanzen feststellen, auch bei der Eiche, wo, wie bereits erwähnt ist, Grenzlinien am Wundkern nicht aufzutreten pflegen.

Mit zunehmender Zersetzung und Entfärbung des Holzes entspringen aus den Mycelfäden immer zartere Hyphen; diese sind im eigentlichen Schwammholz meist farblos, zeigen häufig Septierung und lassen einen plasmatischen, vakuolenartigen, das Licht stärker brechenden Inhalt erkennen. Ihre Dicke beträgt im Durchschnitt 2—3 μ. Eine Perforation der Zellwände erfolgt meist nur von dieser Mycelform, ist aber, im großen Ganzen betrachtet, bei Polyporus igniarius nicht allzuhäufig, da die Auflösung der Tüpfel überwiegt. Als Bohrlöcher können sowohl die Tüpfel als auch die Grundsubstanz der Zellmembran zwischen zwei dicht nebeneinander liegenden Tüpfeln benutzt werden, so daß das Durchwachsen der Tüpfel als zufällig betrachtet werden darf.

Im weiteren Zersetzungsstadium treten neben diesen mäßig verdickten Hyphen, welche meist einzeln das Holz durchziehen, ganz feine Mycelhyphen auf, welche zu einem unentwirrbaren feinen Filz sich verflechten und alle Zellorgane wie Wolle ausfüllen. Die dünnen Fäden haben häufig eine geringere Stärke als 1 μ, sind sehr stark verästelt, seltener septiert, ungefärbt und völlig hyalin. Eine Perforation der Zellwand von seiten dieses feinen Mycels habe ich nicht beobachtet, vielmehr ist anzunehmen, daß ältere Bohrlöcher oder Tüpfelauflösungen von ihm benutzt werden, um von Zelle zu Zelle in üppiger Entwickelung sich zu verbreiten. Bei einer großen Zahl von Holzzersetzern[1]) ist dies die Auflösung der Zellwand beendigende

[1]) Eine Ausnahme scheint nach Harder Hypoxylon zu machen, wo es gerade umgekehrt ist; erst im größeren Alter treten dickere Fäden auf, während in der ersten Zeit nur äußerst dünne, zarte Fäden vorkommen. (Harder, S. 445.)

Mycel sehr zart und fein, und allgemein wird der zunehmende Nahrungsmangel als Ursache hierfür angesehen. Findet sich in größeren Partien des zerstörten Holzgewebes keine Spur mehr vom Pilz, so sind entweder die zarten Mycelfäden wieder aufgelöst worden oder aber es ist überhaupt kein Mycel vorhanden gewesen. Im letzteren Falle haben fortgeschwemmte Enzymen von Hyphen benachbarter Zellen die Zersetzungserscheinungen hervorgerufen und weiter fortgesetzt.

Eine weitere letzte Mycelform bildet die Zusammensetzung der Mycelhäute oder -lappen. Zerzupft man diese Geflechte, so erhält man Hyphen von sehr gleichmäßiger Stärke (im Durchschnitt 3 μ dick), aber außerordentlicher Länge, gelb-rot gefärbt, ohne jede Scheidewände, Verzweigung selten und zwar meist rechtwinkelig abbiegend; die Seitenhyphe ist von gleicher Stärke. Bei längerer Einwirkung (ca. 24 Stunden) von Eau de Javelle können sie entfernt werden und lassen auch dann ebenfalls keine Septen erkennen. Im Gegensatz zu den feinen hyalinen Fäden können die abnormen Hyphen der Grenzlinien und die eben beschriebenen Hyphen der Mycelhäute nicht mehr nachträglich aufgelöst werden. So erklärt es sich, daß in stark zersetztem weißfaulen Holz, das schon wieder ganz hyphenfrei ist, stets noch die Grenzlinien und Mycellappen unverändert zurückbleiben; wir müssen daher diese Stadien nach Harder[1]) als einen Dauerzustand betrachten.

Die mannigfache Morphologie der Hyphen ist in der verschiedenen physiologischen Leistung des Mycels ausgeprägt. Wir haben gesehen, daß das zuerst auftretende Mycel dünnwandig, aber äußerst kräftig und mit Plasma erfüllt ist; es dringt vorwiegend in radiärer Richtung vor, wird wahrscheinlich die unverletzt lebenden Zellen tötenden Enzyme abscheiden, und stellt somit die parasitische Form im wahren Sinne des Wortes dar. Die übrigen Mycelformen, insbesondere die dichten, filzartigen Hyphen, für die das Terrain bereits vorbereitet ist, haben vorwiegend saprophytische Aufgaben zu erledigen. Daher ist das Fortschreiten des Pilzes in der Längsrichtung des Stammes, unterstützt durch die bequemen Bahnen der Gefäße, ein viel rascheres als in radiärer Richtung.

Das auf Nährboden entstehende Mycel von Polyporus ignarius hat Miss Rumbold[2]) näher studiert. Sie schreibt u. a.: „In künstlichen Kulturen ist das Mycel anfangs weiß, später gelb und schließlich braun. Der Pilz wächst langsam und bildet mitunter Stränge. Es treten Hyphenfusionen auf, aber keine Schnallen. Auch Gemmen

---

[1]) Harder, S. 445.
[2]) Rumbold, Biologie holzzerstörender Pilze, S. 114.

kommen vor, wenn auch nur selten. Ich habe sie nur auf Nähragar beobachtet. Das Mycel ist sehr zäh.“ Die in künstlichen Kulturen sich bildenden Hyphen stimmen demnach, was die Reihenfolge in der Farbe anbetrifft, mit dem natürlichen Vorkommen im weißfaulen Holz nicht überein; dagegen ist die Angabe zu bestätigen, daß Polyporus igniarius keine Schnallen bildet[1]). Da nun bei Polyporus fomentarius von Rumbold in Kulturen Schnallen gefunden sind, so ist dieser Autor anscheinend berechtigt zu sagen: „Sehr auffallend ist, daß Pilze, die sich in Aussehen und Lebensweise fast zum Verwechseln ähnlich sind, in der Fähigkeit der Schnallenbildung verschieden sind. So hat Polyporus fomentarius immer Schnallen, die sehr nahe verwandten Formen Polyporus ignarius und fulvus nie.“ Rumbold hat auch keinen Einfluß, sei es in der Ernährung im Substrat, im Licht oder in der Dunkelheit, auf die Schnallenbildung feststellen können. Durch eigene Beobachtungen aber bin ich zu der Ansicht gekommen, daß die beiden nahe verwandten Formen, Polyporus fomentarius und ignarius, in der Fähigkeit der Schnallenbildung im weißfaulen Holz sich nicht unterscheiden. Bei Polyporus igniarius habe ich bei keiner der 13 Wirtspflanzen Schnallen auffinden können und auch meine Untersuchungen an durch Polyporus fomentarius weißfaul gewordenem Schwammholz von Birke, Erle und Pappel ergeben das Fehlen derselben[2]). So scheinen beide Pilze in dem in der Natur vorkommenden Mycel in der Schnallenbildung übereinzustimmen.

Von den chemischen Eigenschaften des Mycels ist das indifferente Verhalten gegen chemische Reagentien zu erwähnen. Alle Hyphenarten, sowohl die dickeren gefärbten und ungefärbten, als auch die ganz feinen hyalinen, zeigen gegen Chlorzinkjod oder Phloroglucin und Salzsäure und Eisenchlorid keine Farbenveränderungen. Bei längerem Liegen in Eau de Javelle wird der braune Farbstoff der dickeren Hyphen entfernt und die Fäden erscheinen farblos; in Kalilauge werden sie undeutlich grün. Ein empfehlenswertes Hilfsmittel, die ganz feinen zarten Hyphen, sobald sie nur vereinzelt vorkommen, im Holz zu entdecken, besteht in der Färbung dünner Radialschnitte mit Delafieldschem Haematoxylin, welches die Pilzzellulose der Hyphen stark, die Wandungen der Holzzellen nur wenig färbt.

Die wichtigste Eigenschaft der Hyphen ist die Abscheidung von Enzymen, mit deren Hilfe der Pilz zuerst die Zellen tötet, dann die Zellinhaltsbestandteile und die Zellmembranen in einen für sie aufnahmefähigen Zustand versetzt und endlich Perforationen der Zell-

[1]) Brefeld hat in seinen Kulturen Schnallen beobachtet.

[2]) Zu gleichem Ergebnis sind Hartig bei Polyperus igniarius an Eiche und Krull bei Polyperus fomentarius an Rotbuche gekommen.

membran für weiteres Vordringen und Verbreiten besorgt. Entsprechend diesen ungleichen zu lösenden Aufgaben müssen auch sehr verschiedene Enzyme zur Ausbildung gelangen. Leider sind wir aber über das Kapitel „Enzyme" bei den einzelnen Holzzerstörern wenig oder gar nicht unterrichtet. Bisher ist es nur Czapek gelungen, aus Merulius lacrymans Hadromase zu isolieren, welche den in den sekundären Lamellen der Holzwände enthaltenen Hadromalzellulose-Äther in Hadromal spaltet, welches vom Pilz nicht resorbiert wird, und in Zellulose, die durch ein zweites Enzym, Cytase, für den Pilz aufgeschlossen wird. Ob nun diese Spaltung auch für andere holzzerstörende Pilze gilt, ist zwar experimentel einwandfrei noch nicht festgestellt worden, aber wohl mit großer Wahrscheinlichkeit mit mehr oder weniger kleinen Abweichungen anzunehmen.

Einer eingehenderen Erörterung bedarf noch die Frage über die Nahrung des Pilzes. Hartig[1]) erwähnt bei seinen Untersuchungen des Polyporus igniarius an Eiche, daß die Stärke erst im vorgeschrittenen Zersetzungsstadium allmählich unter deutlich sichtbarem Corrodieren aufgelöst wird. Nach dem Ergebnis meiner Untersuchungen glaube ich mich zu der Annahme berechtigt, daß das Absterben des Plasmas, die Rötung des Zellinhaltes und die Auflösung der Stärke zeitlich zusammenfallen. Bei allen Wirtspflanzen (außer Prunus cerasifera), bei denen im gesunden Holz Stärke anzutreffen ist, fehlt sie, sobald eine schwache Bräunung den Beginn des Wundkerns anzeigt, und diese Grenze ist nicht nur makroskopisch, sondern auch mikroskopisch scharf. Für die Ausnahmestellung von Prunus cerasifera, bei welcher sowohl im gesunden als auch stark weißfaulen Holz eine erhebliche Ansammlung von Stärke zu beobachten ist, läßt sich keine definitive Erklärung finden.

Eine weitere Nahrungsquelle bietet der Gerbstoff. Während frisches Holz, z. B. von Salix, Prunus cerasifera usw., sich beim Betupfen mit einer Eisenchloridlösung sofort schwärzt, verhält sich weißfaules Holz diesem Reagenz gegenüber indifferent. Es läßt sich das Schwinden des Gerbstoffes direkt mit dem Grade der Zersetzung in ein Verhältnis bringen, indem er vom Wundkern aus nach weniger zersetztem Holz allmählich abnimmt.

Daß der Kernstoff, besonders aus den Markstrahlen, als Pilzernährer eine wichtige Rolle spielt, ist schon von mir mehrmals erwähnt und erörtert worden, nimmt doch seine Menge im Schwammholz derart ab, daß dieses „weißfaul" wird. Auf Grund dieser Tatsachen läßt die soeben beschriebene Auflösung von Stärke, Proteinen und Zellulose zu, anzunehmen, daß das Mycel amylolytische, proteolytische und cytolytische Enzyme ausscheidet.

---

[1]) R. Hartig, Zersetzungserscheinungen, S. 119.

Was den Verlauf der Hyphen anbetrifft, so ist er streng intrazellular, d. h. die Zellfäden halten sich nur im Lumen der Zelle auf, und eine Perforation geschieht stets auf dem geradesten Wege, indem die Zellmembran senkrecht durchbohrt wird; eine Anschwellung der Hyphe vor und nach dem Durchgang, z. B. durch den Tüpfel, findet nicht statt. Nur einen einzigen Fall von typisch ausgebildetem interzellularen Wachstum kann ich vom Wundkern der Birke beschreiben: Auf dem Querschnitt zeigen die noch intakten sekundären Lamellen mehr oder weniger zahlreiche kleine Löcher, welche die Wandungen schwach siebartig durchlöchert erscheinen lassen. Zarte Pilzfäden müssen die Wandungen nicht nur in horizontaler Richtung nach allen Seiten durchzogen haben, sondern auch in lotrechter Richtung; zum Teil auf längere, zum Teil auf kürzere Strecken sind ihre Spuren im Innern der Wand zu erkennen.

4. Die Zersetzung des Holzes.

Die Zersetzung des Holzes beginnt mit der Bildung des braunen Wundkerns, welcher das erste Zersetzungsstadium darstellt. In ihm können entweder nur wenige oder gar keine Hyphen vorkommen und die von ihnen hervorgerufenen Zersetzungserscheinungen in Form von Perforationen oder chemischer, enzymatischer Lysis kommen so wenig in Betracht, daß das Holz an Härte und Zusammenhang nicht leidet. An den Wundkern schließt sich nach innen zu das eigentliche Schwammholz an. Macht man durch von Polyporus igniarius weißfaul gewordene Stämme, in einiger Entfernung vom Fruchtkörper, Querschnitte, so nimmt das weißfaule Holz bei allen Wirtspflanzen (ausgenommen Eiche und Juglans regia) regelmäßig die Mitte des älteren Splintes ein, und der umgrenzende Wundkern hat ungefähr peripheren Verlauf. Der Grund hierfür, daß im stehenden Baume der Splint weniger angegriffen wird als der Kern, besteht, wie Münch[1]) experimentell bewiesen hat und in der Einleitung dieser Arbeit ausführlicher erörtert worden ist, nur in der Sauerstoffarmut des Splintes infolge seines Wasserreichtumes. Nur die Eiche und Juglans regia[2]) scheinen von allen Wirtspflanzen des Polyporus igniarius regelmäßig eine Ausnahme zu bilden. Schon Hartig[3]) gibt an, daß von der Wundfläche (Infektionsherd) aus sich die Zersetzung mit Vorliebe zunächst bei der Eiche im Splint und Bastgewebe weiter verbreitet, um von hier aus dann das Kernholz zu ergreifen; auch in der mir zur Untersuchung stehenden Eiche, welche äußerlich vor der Fällung ein gesundes Aussehen besaß, ist ein Teil des Splintes stark

---

[1]) Münch, Immunität. [2]) Hedgcock, S. 73.
[3]) R. Hartig, Zersetzungserscheinungen, S. 115.

weißfaul. Münchs[1]) Infektionsversuche, an Rotbuchen vorgenommen, haben in einigen Fällen ebenfalls einen Angriff dieses Pilzes gegen den jüngsten Splint und die Rinde ergeben; er schreibt u. a.: „Sollte diese Fähigkeit, gerade die vital wichtigsten Baumteile, Rinde, Cambium, jüngsten Splint, zu bevorzugen, dem Pilz öfters zukommen, so wäre seine gefährliche Wirkung, die trotz seiner trägen und beschränkten Ausbreitung im Bauminnern zu beobachten ist, erklärlich.“ Allein für alle in der Natur vorkommenden, noch lebenden weißfaulen Wirtspflanzen (Ausnahme Eiche und Juglans regia) läßt sich, wie schon erwähnt, ein bevorzugtes Wachsen des Pilzes im Splint nicht beobachten; er vermag nur, wie noch auszuführen sein wird, ganz kurze schmale Strecken der vital wichtigsten Baumteile in unmittelbarer Nähe des Fruchtkörpers zum Absterben zu bringen und zu zersetzen (Durchbrechungszone).

Während makroskopisch das weißfaule Holz bis dicht an den äußersten Wundkern herantritt und von diesem auch durch die Grenzlinie scharf getrennt erscheint, zeigt die mikroskopische Untersuchung, daß der Übergang häufig ein allmählicher ist. Im äußersten, dem Wundkern zunächst gelegenen Schwammholz nimmt als erstes die reichliche Ansammlung des Kernstoffes ab, seine Zellen zeigen nur geringe Spuren einer Zersetzung, und Pilzhyphen sind in dieser der beginnenden Zersetzung unterliegenden Holzmasse anfangs nur spärlich vorhanden. Mit zunehmender Entfernung von der Grenzlinie beginnen das Auflösen und Verschwinden der dünnen tertiären und dicken sekundären Membran des Libriforms, welche schließlich dahin führen, daß ein feines Gerüst aus der primären Lamelle übrig bleibt. Bei diesem Resorbieren der Zellwände gilt als Regel, daß normal ausgebildete Tracheen, Tracheiden und Parenchymzellen nie ein Zellulosestadium aufweisen und daß letzteren Zellen nie eine spiralige Struktur der Wand bei Zersetzungszuständen zukommt. Bei Libriformfasern dagegen scheint sich die Spaltung der Stoffe, aus denen die Zellmembranen aufgebaut oder inkrustiert sind, bei den einzelnen Wirtspflanzen verschieden zu gestalten, läßt sich doch bei einzelnen mit Chlorzinkjod eine deutliche Blau-violettfärbung hervorrufen, bei anderen wiederum nicht. Das weißfaule Holz der verschiedenen Wirtspflanzen eines Pilzes verhält sich also gegen chemische Reagentien nicht in gleicher Weise. Eine zutreffende Erklärung hierfür ist infolge unserer mangelhaften Kenntnisse über die chemische Zusammensetzung der Zellwände und Zellinhalte der Bäume zur Zeit noch nicht zu geben. Es ist daher auch nicht angebracht, für alle holzzerstörenden Hymenomyzeten die allgemein geltende Regel aufzustellen, wie es Czapek[2]),

[1]) Münch, Baumkrankheiten, S. 445. [2]) Czapek, Biochemie, S. 564.

in seiner „Biochemie" getan hat, daß die inkrustierenden Substanzen zuerst gelöst werden und schließlich die Zellwände deutliche Zellulose-Reaktion stets zeigen; haben doch unter anderem Hartig[1]) bei einer Reihe von Pilzen, z. B. Stereum hirsutum an Eiche, und Neger[2]) bei Irpex obliquus Fr. an Carpinus Betulus, Fälle beobachtet, in welchen die Auflösung der Holzsubstanzen derjenigen der Zellulose nicht vorauseilt. Ferner sind die Angaben Lindroths[3]), daß bei den Zersetzungserscheinungen zuerst das Hadromal und nachher das Lignin (im Sinne Mäules) verloren geht, für das Birkenholz unrichtig und haben auch für die anderen Wirtspflanzen keine Gültigkeit.

Das Bild der Zersetzung ist bei den Zellen je nach der Lage derselben verschieden. Macht man durch einen weißfaulen Stamm einen Querschnitt unmittelbar an der Unterseite des Fruchtkörpers, wo seine letzte jüngste Schicht gebildet ist, so nimmt das weißfaule Holz einen größeren Raum ein als bei den anderen oben erwähnten Schnitten, und man erkennt aus der Schnittfläche sofort, welche Mittel der Pilz gebraucht hat, um draußen einen Fruchtkörper zu bilden. Wird hierzu ein Aststummel benutzt, so zeigt dieser meist ein ähnliches Zersetzungsbild wie der Hauptstamm; wird dagegen vom weißfaulen, inneren Splint aus in einer relativ schmalen Zone der äußerste, jüngste Splint durchbrochen, so weisen die Zellen dieser Durchbrechungszone eine große Zahl von Pilzbohrlöchern auf, d. h. die Zellen werden durch chemische Lysis, vereint mit sehr häufiger mechanischer Durchbohrung, angegriffen. Auf der zuletzt genannten Schnittfläche können ferner mehrere mehr oder weniger konzentrisch angeordnete Wundkerne auftreten, welche im letzteren Falle von der Durchbrechungszone ebenfalls zersetzt werden. Diese Neubildungen, Durchbrechungszone und Wundkernringe, treten nur in unmittelbarer Nähe des Fruchtkörpers auf. Ein Stück ober- oder unterhalb von ihm gehen beide in die gewöhnliche in der Mitte des Stammes verlaufende Weißfäule über. Sowohl im zersetzten Aststumpf als auch in der Durchbrechungszone fehlen stets die feinen braunen Linien (Grenzlinien).

Ganz anders ist die Holzzersetzung an den Stellen, wo man eine dicke, knorpelig-gelatinöse tertiäre Lamelle beobachten kann. Diese nur nesterförmig auftretende Membran besteht aus einer sehr widerstandsfähigen Zellulose („Hemizellulose") und bildet gewissermaßen für die Zellwand eine innere Schutzvorrichtung[4]) oder Ver-

[1]) R. Hartig, Zersetzungserscheinungen, S. 129.

[2]) Neger, Neue Beobachtungen, S. 86.

[3]) Lindroth, Zersetzungserscheinungen, S. 405.

[4]) Grüß, Über Lösung und Bildung der aus Hemizellulose bestehenden Zellwände, S. 11.

stärkung[1]). Durch ihre Inkrustierung[2]) mit Galaktan, Araban, Mannan und anderen noch nicht eingehender studierten hochzusammengesetzten organischen Verbindungen vermögen die Pilzenzyme diese tertiäre Lamelle nur relativ schwer anzugreifen, und so kommt es, daß noch mitten in stark zersetztem weißfaulen Holz mehr oder wenige große Bruchstücke vorhanden sind. Ihre Zersetzung erfolgt meist in der Weise, daß buchtenförmige Ausfressung die Membran in unregelmäßige Stücke zerfallen läßt, welche im Zellumen umherliegen. Die dicke tertiäre Lamelle fand ich bei Populus, Salix, Quercus, Fagus, Ulmus, Prunus Cerasus.

Je weiter die Zersetzung vorschreitet, desto dünner werden die Zellmembranen und desto geringer das Mycel der feinen farblosen Hyphen. An ihre Stellen treten häufig wieder dickere braune, unseptierte Hyphen, deren Vorhandensein stets mit einer Braunfärbung der zersetzten Zellmembranen verbunden ist. Während in stark weißfaulem Holz die hyphenfreien Zellen in allen Teilen entweder Lignin bzw. Zellulosereaktion zeigen, bleiben diese nachträglich gebräunten Zellwände stets ungefärbt; auch Hämatoxylin hat keinen Erfolg, die braune Farbe bleibt unverändert. Die Braunfärbung rührt offenbar von chemischen Veränderungen her und der braune Farbstoff scheint ein Oxydationsprodukt zu sein, da nur solche Holzzellen die Verfärbung zeigen, welche durch Entstehung größerer Hohlräume im Schwammholz der Luft ausgesetzt sind.

Kommt es zu besonders starker Mycelanhäufung der dicken, braunen, wenig verzweigten Hyphen, so entstehen die schon makroskopisch sichtbaren Mycellappen oder -häute. Zu ihrer Bildung werden benutzt: 1. Jahresgrenze (Alnus, Betula); 2. radiäre Risse infolge Volumverminderung (Salix); 3. lysigene Gummiräume (Prunus Cerasus).

Bei einem Vergleich der Zersetzungserscheinungen innerhalb der verschiedenen Wirtspflanzen muß man auf Grund der verschiedenen Untersuchungen an Polyporus igniarius zu dem Schluß kommen, daß das Hartigsche Gesetz, nach welchem jede Pilzspezies eine verschiedene Holzzersetzung hervorruft, die es ermöglicht, allein nach dem Zersetzungsbild den Parasiten zu bestimmen, keine allgemeine Giltigkeit beanspruchen darf. Das erste Zersetzungsstadium ist bei allen Wirtspflanzen eine mehr oder weniger starke Bräunung (Wundkern), eine Erscheinung, welche auch Münch[3]) durch künstliche Infektionen von Holzzersetzern erzielt hat, so daß Unterschiede in den

[1]) Metzger, Über das Konstruktionsprinzip des sekundären Holzkörpers. Naturw. Zeitschr. f. Forst- u. Landw., 1908, S. 253.

[2]) Grüß, Über Lösung und Bildung der aus Hemizellulose bestehenden Zellwände, S. 11.

[3]) Münch, Baumkrankheiten, S. 392.

ersten Stadien der Zersetzung überhaupt nicht vorzukommen scheinen. Beim weiteren Verlauf der Krankheit treten deutliche Verschiedenheiten zutage, welche durch den anatomischen Bau und der chemischen Zusammensetzung der Holzart bedingt sind. Ferner ist als wesentlicher Faktor der Zustand, in welchem der Baum gerade bei der Infektion oder im Verlaufe seiner Zerstörung sich befindet, also die Abhängigkeit der individuellen Krankheitsempfänglichkeit von dem vegetativen Zustand, in Betracht zu ziehen; eine Unterscheidung von durch Polyporus fomentarius und Polyporus igniarius verursachter Weißfäule halte ich nicht für möglich. Um die Zersetzungserscheinungen eines Pilzes kennen zu lernen, muß man seine Untersuchungen nicht allein auf eine einzige Wirtspflanze beschränken, sondern nur durch Studien an verschiedenen Baumgattungen erhält man ein vollständiges Bild, z. B. können bei einigen Bäumen die feinen Grenzlinien oder die Mycellappen oder ein deutlich ausgebildeter Wundkern fehlen und selbst bei ein und derselben Wirtspflanze treten, wenn auch nur geringe, Differenzen auf.

5. Die Zersetzung der Rinde.

Die Biologie der holzzerstörenden Pilze hat sich bisher vorwiegend auf Untersuchungen des Holzkörpers selbst erstreckt und die der Rinde meist außer acht gelassen. Und doch sind in den Zersetzungserscheinungen innerhalb der Rinde für die Möglichkeit der Infizierung des Baumes, für den weiteren Verlauf der Krankheit usw. wichtige Fragen zu erledigen. Sieht man von Untersuchungen typisch parasitärer Rindenpilze zunächst ab, so sind über Holzzerstörer in erster Linie die von Münch[1]) angeführten Versuche über Pilzkrankheiten des Holzes und der Rinde der Bäume zu erwähnen. Sie erstrecken sich auf künstliche Infektionen von ganz verschiedenen Pilzen (Schizophyllum, Stereum, Polyporus, Collybia usw.) vorwiegend an Buche und führen zum Ergebnis, daß die Rinde in der Regel verschont bleiben soll. Münch führt in seinen Gründen für dieses Verhalten an, daß die Lebensbedingungen in der Rinde für Pilze oft ganz verschieden sind von denen im Holz desselben Sprosses und daß ein hoher Wassergehalt ebenso wie den äußeren Splint auch die Rinde immunisieren soll. Als besonders auffallende Ausnahme tritt ihm Polyporus igniarius entgegen, welcher bei Infektionen größere Rindenbeschädigungen an der Buche hervorruft. Eingehende anatomische Untersuchungen über die Zersetzungserscheinungen in der Rinde sind von Münch nicht gemacht und es scheinen daher hierüber einige Angaben in zusammenhängender Betrachtung wohl angebracht.

---

[1]) Münch, Baumkrankheiten, S. 389.

Reicht der Wundkern bis an die Rinde, so wird diese, soweit die Berührungstelle geht, anfangs gebräunt und später weich und mürbe gemacht, so daß bei der Rinde ebenso wie im Holzkörper das erste Zersetzungsstadium eine Bräunung darstellt, welche ebenfalls auf einer starken Ansammlung des Kernstoffes beruht. Eine eigentliche Zersetzung der Rinde geschieht nur in unmittelbarer Nähe des Fruchtkörpers und bleibt als solche dort stehen. Hier durchdringt das Mycel besonders die Wandungen der Siebröhren und der Bastparenchymzellen und in wenigen Fällen der Bastfasern, während die Steinzellen häufig verschont bleiben. Schon nach kurzer Zeit kommt es — wahrscheinlich infolge ausgiebiger Nahrung in Form des Kernstoffes oder der wenig verletzten Zellmembranen und schließlich des reichlichen Luftvorrates — zu außerordentlich starker Ansammlung von Mycel, dessen Hyphen die Parenchymzellen und Siebröhren zusammenpressen oder vollständig auflösen und auf ihre Kosten zwischen den Bastfaserbündeln dicke Polster entstehen lassen. Während im weißfaulen Holz sowohl dickere, braune, wenig verzweigte Hyphen als auch das feine farblose hyaline Mycel in Spalten oder Löchern Verflechtungen bilden, jedoch in der Weise, daß sich die beiden Hyphenformen stets gegenseitig ausschließen, kommen dagegen in der Rinde beide miteinander innig gemischt vor. Wirr durcheinander finden sich in der Rinde sowohl dickere und dünnere, farblose und mehr oder weniger rot-braun gefärbte Hyphen. Sie lösen die Bastfasern in gleicher Weise wie Holzfasern auf, d. h. gleichmäßig von innen nach außen. Die an die Mycelpolster dicht angrenzenden Peridermschichten werden dabei in keinen Fällen von Hyphen perforiert und erfahren auch keine chemisch-enzymatische Lysis. Auf diesen für die äußere Infektion so wichtigen Punkt hat zuerst Lindau[1]) hingewiesen und den Nachweis geführt, daß die Hyphen der Flechten die verstärkten Zellmembranen nicht ohne weiteres lösen können. Ich glaube berechtigt zu sein, die Ansicht auszusprechen, daß bei höheren Pilzen, insbesondere Hymenomyceten, ebenfalls die gleichen Verhältnisse vorliegen. Um aber aus dem Bastgewebe nach außen zu gelangen, wird das Peridermgewebe in radiärer Richtung in einzelne Zellkomplexe gesprengt, deren Zellen dabei geschlossen bleiben. Das Zerreißen des Korkzellengewebes erfolgt in der Weise, daß die ungeheure Mycelanhäufung durch immer weitere Teilungen der Hyphen einen gewissen Druck auf die Gewebe der Außenwände ausübt und in diesen allmählich radiäre Risse verursacht, welche durch Hineinschieben neuer Hyphen beträchtlich vergrößert werden. So kommen schließlich in der stark zersetzten, weichen und häufig ganz aus

[1]) Lindau, Lichenologische Untersuchungen, S. 10.

Mycel bestehenden Rinde die Peridermzellen innerhalb des Hyphenpolsters zu liegen und erfahren keine weiteren Veränderungen mehr. Den Pilzenzymen muß daher nicht die Fähigkeit innewohnen, mit Suberin inkrustierte Zellgewebe zu lösen; auch die starke Anhäufung des Kernstoffes im Periderm kann nicht als Ursache dieser Immunität angesehen werden, da sich im Wundkern wie auch im Schwammholz beobachten läßt, daß die Hyphen mit mehr oder weniger Glück durch den Kernstoff hindurchwachsen können. Weitere Kulturversuche könnten hierüber vielleicht positiven endgültigen Aufschluß geben.

Ordnen sich die dicken, braunen Hyphen in der abgestorbenen Rinde zu einzelnen, dickeren Mycellappen (Fig. 3) an, so ist damit der Anfang zu Fruchtkörperkonsolen gegeben, welche anfangs eine flache Kuppe bilden werden. In anderen Fällen gelangt das Mycel durch Aststummel nach außen und bildet um diesen häufig kugelige Fruchtkörperformen aus, welche das Astende vollständig in sich einschließen.

6. Einfluß des Pilzbefalls auf die Ausbildung des gesunden Holzzuwachses.

Bei der Untersuchung des gesunden, allein nur noch für die Speicherung der Assimilate oder die Leitung des Wassers in Betracht kommenden Holzes der weißfaulen Bäume können erhebliche Abweichungen von der normalen Struktur des Zellgewebes sich zeigen. Die beobachteten Fälle erstrecken sich einmal auf Umwallungswulste und ferner auf eine abnorme anatomische Veränderung im Holze der Ulme.

Ebenso wie ein Baum bei äußeren Verletzungen das Bestreben hat, durch Callusbildung die Wunde vollständig zu überdecken oder zu verschließen, so versucht auch ein weißfauler Baum, sobald die Fruchtkörperbildung auf eine Durchbrechung des äußeren Splintes (Durchbrechungszone) zurückzuführen ist, den Fruchtkörper einzuengen (Fig. 1, 2, 6, 12) und ihn wohl gar auch an größerer Ausbildung des Hymeniums zu hindern. Diese Umwallungswülste zu Seiten des Fruchtkörpers entstehen durch lokale Verbreiterung der Jahresringe, indem eine erhebliche Steigerung in der Bildung von Libriformfasern eintritt.

Sind also in diesem Falle die beschriebenen Zuwachssteigerungen auf größeren Substanzenreichtum zurückzuführen, so ist bei der Ulme der entgegengesetzte Fall eingetreten. Das weißfaule Holz und der größte Teil des Wundkerns stimmt anatomisch mit dem Holz anderer Bäume von Ulmus campestris völlig überein; der schmale, noch gesunde Splintring zeigt dagegen, schon makroskopisch deutlich erkennbar, ein abweichendes, anatomisches Aussehen. Die in Krankheitsjahren gebildeten Jahrringe sind äußerst schmal und durch zahlreiche sehr große Gefäße charakterisiert. Außer dem großporigen Gefäßring besteht der abnorme Jahresring vorwiegend aus kleinen Gefäßen und Holz-

parenchym, welches wie die Markstrahlen mit Stärke dicht erfüllt ist[1]), während das Libriform bedeutend zurücktritt. Die großen Gefäße haben eine stark radiale und tangentiale Anordnung und nehmen infolge der Schmalheit der Jahresringe den größten Teil des gesunden Holzzuwachses ein. Das Libriform erleidet bereits im äußeren Wundkern eine erhebliche Abnahme und ist in den einzelnen Jahresringen des abnorm ausgebildeten und gesunden Holzes überhaupt nur noch auf wenige Zellen beschränkt; die dichte tertiäre Lamelle, welche im weißfaulen Holz und im Wundkern in den Holzfasern vorkommt, fehlt im neuen abnorm ausgebildeten Zuwachs vollständig. An Stelle der Holzfasern treten zahlreiche Parenchymzellen, welche wie jene stellenweise radiäre Abplattung erfahren können, so daß die Jahresgrenze etwas deutlicher hervortritt.

Derartige Untersuchungen über den indirekten Einfluß parasitärer Pilze auf ihre Wirtspflanzen sind für einige Holzzerstörer in sehr verschiedenen Modifikationen bekannt. R. Hartig[2]) stellte eine Vermehrung der Harzgänge in den erkrankten Stellen von Coniferen, welche Agaricus melleus infiziert hatte, fest. Anderson[3]) erbrachte den interessanten Nachweis, daß nicht nur an den von Pilzmycel durchwucherten Stellen, sondern in der ganzen Pflanze oberhalb der infizierten Stelle die Harzkanäle vermehrt werden (Picea, Pinus, Larix).

Bei Abies pectinata, deren Holz unter normalen Verhältnissen keine Harzgänge entwickelt, können nach Küster[4]) solche nach Infektion durch Phoma abietina im Xylem zur Entwickelung kommen.

Neubildungen, welche unter dem Einfluß des Pilzmycels entstanden, konnte Münch[5]) auch bei künstlichen Infektionen in Form von Zuwachssteigerung des benachbarten Holzkörpers oder von Rindenwucherungen erzielen. Die Förderung des Holzzuwachses bestand aus einem mehr oder weniger langen, streifenförmig längs verlaufenden Wulst, welcher auch von außen die Gegenwart und Ausdehnung der Mycelien erkennen ließ; im neuen Holz war eine abnorme Verbreiterung der breiten Markstrahlen und ein Zurücktreten der Gefäße auf Kosten der dickwandigen Libriformfasern zu bemerken. Als Ursache für die auffallende Verschiedenheit in der Struktur nimmt Münch eine wachstumsfördernde chemische Reizwirkung der Pilzauscheidungen an, in der Weise, daß die Gifte bei starker Verdünnung ihre tötliche Wirkung verlieren und nur stimulierend wirken. Leichter als die ursächliche Entstehung ist die biologische Bedeutung der Neubildungen

---

[1]) Der Baum ist Ende Januar gefällt.

[2]) R. Hartig, Waldbäume, S. 31.

[3]) Anderson, Über die abnorme Bildung von Harzbehältern.

[4]) Küster, Pathol. Pflanzenanatomie, S. 176, 204.

[5]) Münch, Baumkrankheiten, S. 224.

zu verstehen: der Baum ersetzt den Verlust an lebender Holzmasse durch gesteigerten Zuwachs, und somit ist die Bildung der Zuwachsleisten zum offenbaren Nutzen des Baumes.

Bei dem oben beschriebenen Fall der Ulme tritt uns eine besondere Art des Zuwachses entgegen, welche den Ausfall an lebender wasserleitender Holzmasse durch abnorme und zahlreiche Bildung von Tracheen und Parenchymzellen ersetzt und damit die drohende Unterbindung des Saftstromes vermeidet.

Ähnliche Gewebeumbildung — nicht infolge des Einflusses von Pilzen, sondern eines proleptischen Austriebes — erwähnt neuerdings Späth[1]) von Tilia Moltkei. Auch hier hatte das Cambium noch gegen Ende der Vegetationszeit die Tendenz, weitlumige Wasserzellen zu bilden, um dem neuen proleptischen Trieb genügend Wasser zuführen zu können.

4. Die hauptsächlichsten Ergebnisse.

1. Die Zersetzungserscheinungen folgender Wirtspflanzen des Polyporus igniarius wurden zum ersten Male untersucht: Alnus incana, Betula alba, Salix fragilis, Populus tremula, Pirus Malus, Prunus domestica, Prunus Cerasus. Als neue in der Literatur noch nicht erwähnte Wirtspflanzen wurden aufgefunden und ebenfalls untersucht: Ulmus campestris, Prunus cerasifera, Hippophaë rhamnoides.

2. Alle Wirtspflanzen werden in der Weise zersetzt, daß zuerst der innere Splint weißfaul wird; als Ausnahmen gelten stets Quercus und Juglans regia, bei welchen die Zersetzung im äußeren Splint beginnt und nach dem inneren Kern zu weiter vorschreitet. Das weißfaule Holz wird gegen das gesunde durch einen dunkelbraunen Wundkern getrennt, welcher allen untersuchten Wirtspflanzen, außer Eiche, zukommt. Der Bildung des Wundkerns geht in den meisten Fällen eine Thyllenbildung in den Gefäßen voraus.

3. Die Zersetzung der Libriformfasern erfolgt intrazellular, d. h. von innen nach außen und kann je nach der Lage des zersetzten Holzes verschiedene Formen annehmen; sie ist z. B. in der „Durchbrechungszone“ anders als im innern Splint oder im Aststummel. Ein besonderes Zersetzungsbild bieten die Zellkomplexe, in welchen die tertiäre Lamelle vorkommt, welche den Pilzenzymen erheblichen Widerstand entgegenstellt.

5. Die Lösung der Holzsubstanzen im Libriform erfolgt direkt oder erst nach vorherigem Übrigbleiben von Zellulose. Tracheen, Tracheiden und Holzparenchym zeigen bei ihrer Zersetzung nie Zellulose-Reaktion.

---

[1]) Späth, Einwirkung des Johannestriebes auf die Bildung von Jahresringen, S. 130.

6. Das im Holz vorkommende Mycel ist in seinen verschiedenen Entwickelungsphasen ein polymorphes: Es ist zuerst dick und mehr oder weniger braun gefärbt, später ungemein fein, hyalin und stark verzweigt (Ausnahme Hippophaë). — Polyporus igniarius neigt häufig zur Bildung von Mycelhäuten oder -lappen. Eine besondere thyllen- oder blasenartige Mycelform kommt in den Grenzlinien vor. Sowohl die Hyphen der Mycellappen als auch der Grenzlinien sind braun gefärbt, nachträglich vom Pilz nicht mehr auflösbar; sie werden als ein Dauerzustand des Pilzes betrachtet. Die Pilzhyphen wirken gleichzeitig mechanisch und chemisch zerstörend, die chemische Wirkung aber überwiegt.

7. Die Auflösung von Stärke, Proteinen und Zellulose im zersetzten Holz läßt voraussetzen, daß das Mycel amylolytische, proteolytische und cytolytische Enzyme ausscheidet.

8. Exoten (Prunus cerasifera) werden von Polyporus igniarius in anatomisch-histologischer Hinsicht in ähnlicher Weise wie unsere einheimischen Wirtspflanzen zersetzt.

9. Wie das aggressive Verhalten der parasitären Pilze sehr verschieden ist und je nach Spezies bald nur eine einzige Baumart, bald mehrere, bald eine große Anzahl verschiedener Arten befallen wird, so kommen in allen möglichen Abstufungen auch Unterschiede vor im Verhalten desselben Pilzes gegen verschiedene Varietäten und Individuen, sowie gegen verschiedenen Gesundheits- und Alterszustand der gleichen Holzart. Deutliche Unterschiede sind durch den anatomischen Bau und die chemische Zusammensetzung der Holzart bedingt.

10. Verkorkte Zellen sind für das Mycel undurchwachsbar und können nur als Ganzes mechanisch gesprengt werden. Infolgedessen gehört Polyporus igniarius zu den typischen Wundparasiten, d. h. er kann nur auf Spalten, Rissen oder Wunden in den Baum hinein- oder hinausgelangen.

Königsberg Pr., Botanisches Institut, Juli 1914.

Vorliegende Untersuchungen wurden im Königl. Botanischen Institut der Universität Königsberg Pr. unter Anleitung von Herrn Professor Dr. C. Mez ausgeführt.

Es sei mir auch an dieser Stelle gestattet, Herrn Professor Dr. Carl Mez für seine freundlichen Anregungen und stete Hilfe meinen aufrichtigsten Dank auszusprechen. Auch Herrn Prof. Dr. Abromeit sei für seine Unterstützung bestens gedankt.

Zum größten Dank bin ich auch der Königl. Regierung (Abteilung für Forst und Domänen) zu Königsberg Pr. und dem Magistrat (Forst-

verwaltung) zu Elbing verpflichtet, welche durch Überlassung von reichlichem Material zur Förderung der Untersuchungen beigetragen haben. Insbesondere werde ich an das mir stets bewiesene Wohlwollen und Interesse des Herrn Königl. Försters Kretschmann (Oberförsterei Neu-Sternberg, Kreis Labiau) und des Herrn städtischen Revierförsters Ballerstaedt (Försterei Schönmoor, Kreis Güldenboden) gedenken.

Wichtigste Literatur.

Abromeit, J., Über die Anatomie des Eichenholzes. Jahrb. für wissensch. Botanik, XV, 1884.

Anderson, Über abnorme Bildung von Harzbehältern und andere zugleich auftretende anatomische Veränderungen im Holz erkrankter Koniferen. Forstl. Naturw. Zeitschr., 1896, Bd. V.

Bondarzew, A., Pilze, gesammelt auf Stämmen verschiedener Baumgattungen in der Forstversuchs-Oberförsterei Brjansk. Mitteil. d. forstl. Versuchsv. in Rußland, XXXVII, 1912 (russisch).

Brefeld, O., Untersuchungen aus dem Gesamtgebiet der Mycologie III (Basiomyceten). Leipzig, Felix, 1877.

Czapek, F., Zur Biologie der holzbewohnenden Pilze. Ber. d. Deutsch. bot. Gesellsch., XVII, 1899.

— Biochemie der Pflanzen. 1905.

Fritzsche, A., Untersuchungen über die Lebensdauer und das Absterben der Elemente des Holzkörpers. Diss., Leipzig 1910.

Fuchs, J., Über die Beziehungen von Agaricaceen und andern humusbewohnenden Pilzen zur Mycorrhizenbildung der Waldbäume. Bibl. bot., 1911.

Göppert, Über die Folgen äußerer Verletzungen der Bäume. 1873.

Grüß, J., Über Lösung und Bildung der aus Hemicellulose bestehenden Zellwände und ihre Beziehungen zur Gummosis. Bibl. bot., Heft 39, 1896.

Grüß u. Sorauer, Studien über den Gummifluß der Kirschen. Notizbl. d. Kgl. bot. Gartens und Museums zu Dahlem, Nr. 47, 1910.

Harder, Rich., Beiträge zur Kenntnis von Xylaria Hypoxylon (Lin.). Naturw. Zeitschr. f. Forst- u. Landwirtschaft, 7, 1909.

Hartig, Rich., Vorläufige Mitteilung über den Parasitismus von Agaricus melleus und dessen Rhizomorphen. Bot. Zeitung, 1873.

— Über die Fäulniserscheinungen im Holze lebender Waldbäume. Verhandl. d. bot. Ver. d. Prov. Brandenburg, 1875.

— Wichtige Krankheiten der Waldbäume. Berlin, Springer, 1874.

— Die Zersetzungserscheinungen des Holzes der Nadelholzbäume und der Eiche. Berlin, Springer, 1878.

Hartig, R.,—Weber, Das Holz der Rotbuche. 1888.

Hartig, R. (Hartig—v. Tubeuf). Der echte Hausschwamm. Merulius lacrymans. 2. Aufl., Berlin, Springer, 1902.

Hartig, Th., Abhandlung über die Verwandlung der polykotyledonischen Pflanzenzelle in Pilz- und Schwammgebilde und die daraus hervorgehende sogenannte „Fäulnis des Holzes". Berlin 1833.

Hedgcock, G., Notes on some diseases of trees in our national forests. Phytopathology, New York 1912.

Hesselbarth, G., Beiträge zur vergleichenden Anatomie des Holzes. Diss., Leipzig 1879.

Hoffmann, Karl, Wachstumsverhältnisse einiger holzzerstörender Pilze. Diss., Halle 1910.

Krull, Über den Zunderschwamm (Polyporus fomentarius) und die Weißfäule des Buchenholzes. 69. Jahresber. d. Schles. Ges. f. vaterl. Kultur, 1891.

Küster, Pathol. Pflanzenanatomie. 1903.

Lindau, G., Lichenologische Untersuchungen. Dresden 1895.

Lindroth, Beiträge zur Kenntnis der Zersetzungserscheinungen des Birkenholzes. Naturw. Zeitschr. für Forst- und Landwirtschaft, II, 1904.

Marzell, H., Über einige durch Pilze verursachte Zersetzungsprozesse des Holzes. Diss., München 1882.

Mäule, C., Das Verhalten verholzter Membranen gegen Kaliumpermanganat, eine Holzreaktion neuer Art. Beiträge zur wissensch. Bot., Bd. 4, Stuttgart 1901.

Mayr, Zwei Parasiten der Birke, Polyporus betulinus Bull. und Polyporus laevigatus Fries. Bot. Zentralbl., XIX, 1884.

Mez, C., Der Hausschwamm. Dresden, Lincke, 1908.

Möller, J., Beiträge zur vergleichenden Anatomie des Holzes. Denkschr. d. kais. Akad. d. Wiss. Wien 1876.

Münch, E., Untersuchungen über Immunität und Krankheitsempfänglichkeit der Holzpflanzen. Naturw. Zeitschr. f. Forst- u. Landw. 1909.

— Versuche über Baumkrankheiten. Naturw. Zeitschr. f. Forst- u. Landw. 1910.

— Über krankhafte Kernbildung. Naturw. Zeitschr. f. Forst- u. Landw. 1910.

Neger, F. W., Neue Beobachtungen an einigen auf Holzgewächsen parasitisch lebenden Pilzen. Festschr. z. Feier d. 75-jähr. Bestehens der Großherzogl. S. Forstl. Eisenach 1905.

— Die Rötung des frischen Erlenholzes. Naturw. Zeitschr. f. Forst- u. Landw. 1911.

Penhallow, D. W., A systematic study of the Salicaceae. Amer. Natur., XXXIX, 1905.

Praël, Vergleichende Untersuchungen von Schutz- und Kernholz der Laubbäume. Diss., Berlin 1888.

Rumbold, C., Beiträge zur Kenntnis der Biologie holzzerstörender Pilze. Naturw. Zeitschr. f. Forst- u. Landw., VI, 1908.

Sanio, Carl, Vergleichende Untersuchungen über die Elementarorgane des Holzkörpers. Bot. Ztg., 1863.

Schacht, H., Der Baum. Berlin 1853.

Solereder, H., Systematische Anatomie der Dicotyledonen. 1899.

Sorauer, P., Der Gummifluß bei den Steinobstgehölzen. Aus der Natur, VI, 1910.

— vgl. Grüß-Sorauer.

Sostaric, M., Anatomische Untersuchungen über den Bau des Stammes der Salicineen. Sitzungsber. d. Akad. zu Wien, 1898.

Spaeth, H., Einwirkung des Johannestriebes auf die Bildung von Jahresringen. Mitteil. d. Deutsch. Dendrolog. Ges., 1913.

Strasburger, Über den Bau und die Verrichtungen der Leitungsbahnen in den Pflanzen. Jena 1891.

— Das botanische Praktikum. Jena 1902.

v. Tubeuf, vgl. Hartig, R.

Wakefield, Über die Bedingungen der Fruchtkörperbildung, sowie das Auftreten fertiler und steriler Stämme bei Hymenomyceten. Naturw. Zeitschr. f. Forst- u. Landw. 1909.

Wiesner, J., Die Rohstoffe des Pflanzenreiches. Leipzig 1873.

Willkomm, M., Die mikroskopischen Feinde des Waldes. Dresden 1866.

Erklärung der Figuren.

Die Figuren stellen Querschnitte von weißfaulen Bäumen dar. Die Schnitte sind (ausgenommen Fig. 2 und 10) durch die unterste, jüngste Schicht des Fruchtkörpers geführt.

Tabelle:

Holz gesund (Splint und Kern)

Holz zersetzt

Wundkern

Rinde gesund

Rinde tot

Rinde zersetzt

Fruchtkörper (Unterseite)

Grenzlinien.

Fig. 1. Carpinus Betulus. Von dem gesunden äußeren Splint und dem weißfaulen Holz innerhalb des eigentlichen Schwammkerns (erste Zersetzungsstufe) ist nur ein Teil gezeichnet. In der Nähe des Fruchtkörpers liegt im äußeren Splint die Durchbrechungszone (dritte Zersetzungsstufe). Zwischen beiden Stufen liegt die zweite Zersetzungsstufe, welche noch von einem inneren schmalen Wundkern umgeben ist. Die Rinde ist nur an der Durchbrechungszone zersetzt. 1 : 3.

Fig. 2. Dieselbe Weißbuche. Der Schnitt ist auf der Oberseite des Fruchtkörpers geführt. Die Unterseite des Fruchtkörpers liegt ca. 5 cm tiefer und ist als punktierte Linie angedeutet. Der Pilz hat zur Bildung des Fruchtkörpers den äußeren Splint durchbrochen und das Cambium an dieser Stelle getötet. Die Folge ist die Entstehung einer Einbuchtung, welche nachträglich vom Baum durch Umwallungswülste wieder verringert wird, wobei der Fruchtkörper zum Teil mit eingeengt ist. 1 : 3.

Fig. 3. Populus tremula. Vom Stammquerschnitt ist nur ein Teil gezeichnet. In der Mitte ist der schräge Querschnitt eines Astes wiedergegeben. Innerhalb der zersetzten Rinde treten mehr oder weniger kurze, dicke Mycellappen auf, welche später sich mit dem flach kuppenförmigen Fruchtkörper vereinigen. 1 : 2,5.

Fig. 4. Salix alba. Ein Querschnitt gleichzeitig durch einen Seitenast I. und II. Ordnung; an letzterem ist der Fruchtkörper zur Ausbildung gekommen. Links ist als senkrechte Linie die Schnittfläche mit dem Hauptstamm angegeben. 1 : 2,5.

Fig. 5. Quercus Robur. Der Mittelpunkt des Stammes ist mit einem x bezeichnet. Der größere, gesunde Teil des Stammumfanges ist in der Zeichnung fortgelassen. Gesundes Splint- und Kernholz nur durch eine Linie getrennt. 1 : 5.

Fig. 6. Fagus silvatica. Der Verlauf der Grenzlinien (rot) im weißfaulen Holz läßt erkennen, daß die Zersetzung anfangs nur auf einen kleineren Teil des inneren Splintes sich erstreckt hat und daß ferner die Durchbrechungszone früher schmäler gewesen ist. Wo das zersetzte Holz bis an die Rinde reicht, ist diese tot, wo aber das Mycel durch die Rinde hindurchgebrochen ist, um den Fruchtkörper bilden zu können, ist sie zersetzt. 1 : 4.

Fig. 7. Ulmus campestris. Der schmale noch gesunde Teil des äußeren Splintes ist anomal ausgebildet. 1 : 5.

Fig. 8. Pirus Malus. Der Verlauf der Grenzlinien läßt deutlich die periphere Verbreitung des Pilzes erkennen. Der Fruchtkörper sitzt auf dem Ende eines Aststummels, welcher in der Längsrichtung getroffen ist. 1 : 3,5.

Fig. 9. Prunus domestica. Durch x ist der Mittelpunkt des Seitenastes und des Hauptstammes wiedergegeben. Die Zersetzung hat im Ast begonnen, welcher weißfaul gemacht ist, und ist auf den Hauptstamm übergegangen. Von letzterem ist der größte Teil stark gebräunt; in seinen ältesten Jahrringen beginnt bereits die weißfaule Zersetzung. 1 : 2,5.

Fig. 10. Derselbe Stamm. Der Schnitt ist unterhalb des Fruchtkörpers, 4 cm tiefer als in Fig. 9 geführt. Vom Ast ist ein Teil der toten Rinde frühzeitig abgefallen. 1 : 2,5.

Fig. 11. Prunus Cerasus. Fruchtkörper resupinat. 1 : 2.

Fig. 12. Prunus cerasifera. Der Fruchtkörper ist durch den neuen Holzzuwachs eingeengt. Der Wundkern zerfällt in mehrere konzentrisch verlaufende Ringe. 1 : 3.

Fig. 13. Hippophaë rhamnoides. Das Mark und der angrenzende Jahresring sind gebräunt, aber nicht zersetzt. Der Querschnitt ist infolge einseitigen Wachstums exzentrisch. Unten im Schwammholz ein Seitenast quer getroffen. Natürliche Größe.

Fig. 14. Carpinus Betulus. Querschnitt durch normales gesundes Holz. Markstrahlen und Holzparenchymzellen sind mit Stärkekörnern erfüllt.

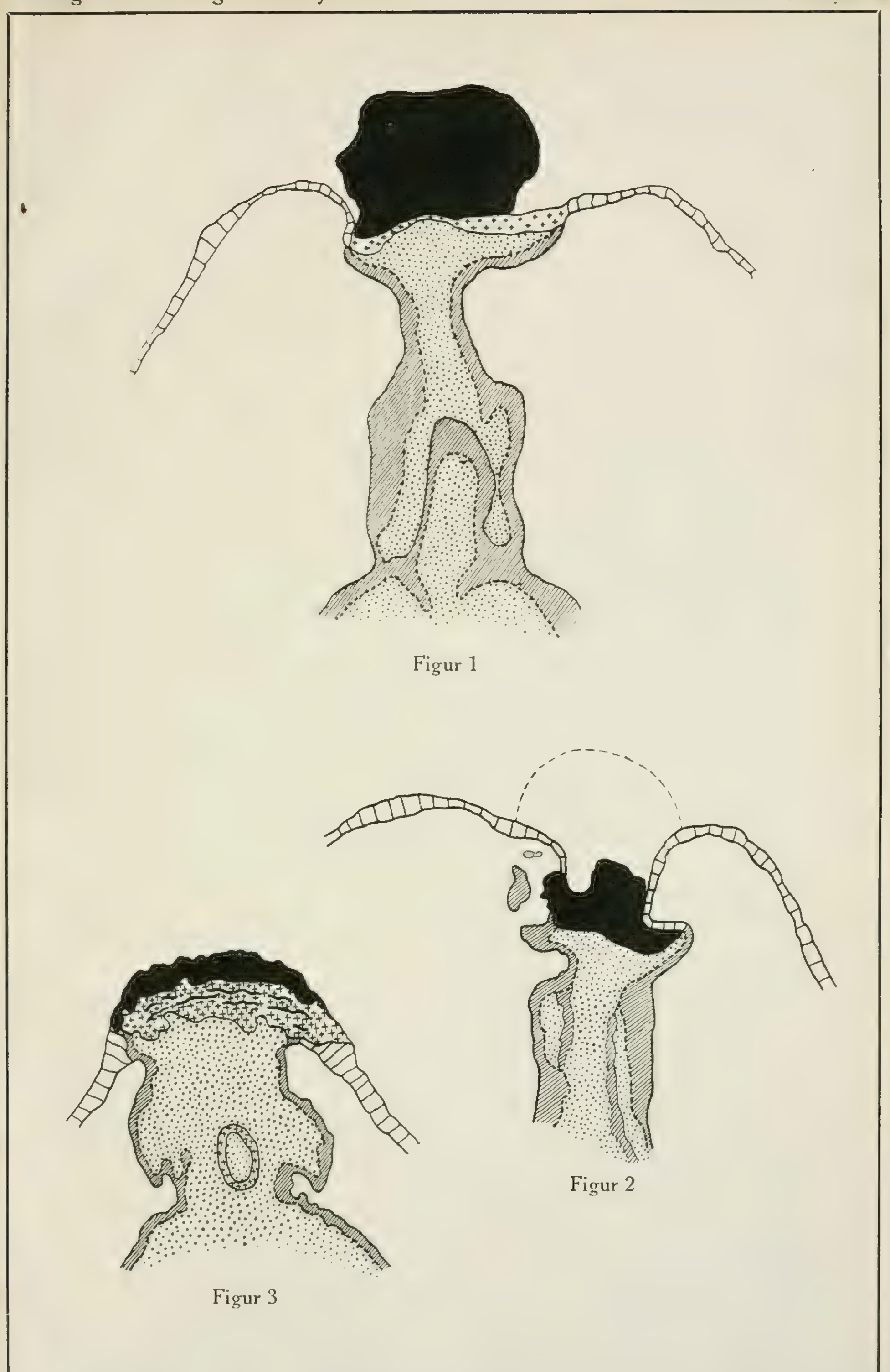
Fig. 15. Dieselbe Weißbuche. Querschnitt durch das Holz der Durchbrechungszone (3. Zersetzungsstufe). Corrodierte Membranen. Hyphen sind fortgelassen.

Fig. 16. Dieselbe Weißbuche. Querschnitt aus dem Holz des inneren Schwammkernes (1. Zersetzungsstufe). Die Zellen sind im ganzen Umfang des Lumens gleichmäßig aufgelöst. Das feine Mycel ist nicht gezeichnet.

Fig. 17. Markstrahlen: a) von Salix, b) von Populus.

Fig. 18. a) Hyphengewirr im Innern einer Zelle aus der Grenzlinie (Längsschnitt). 700 : 1. Nach Harder.
b) Hyphen aus dem Holzinnern mit blasigen Auswüchsen. 700 : 1. Nach Harder.
c) Conidienartige Bildungen an Hyphenenden bei Fagus silvatica.
d) Salix: von einer dicken Hyphe entspringen plötzlich ganz feine Fäden.
e) Querschnitt aus dem Holz von Salix innerhalb der Grenzlinie: Thyllenartige Hyphen in einem Gefäß.

Fig. 19. Unter der Schnittfläche entstehen nachträglich im Laboratorium einige Grenzlinien, die sich nur im weißfaulen Holz bilden und nicht auf den Wundkern übergehen (schematisch).



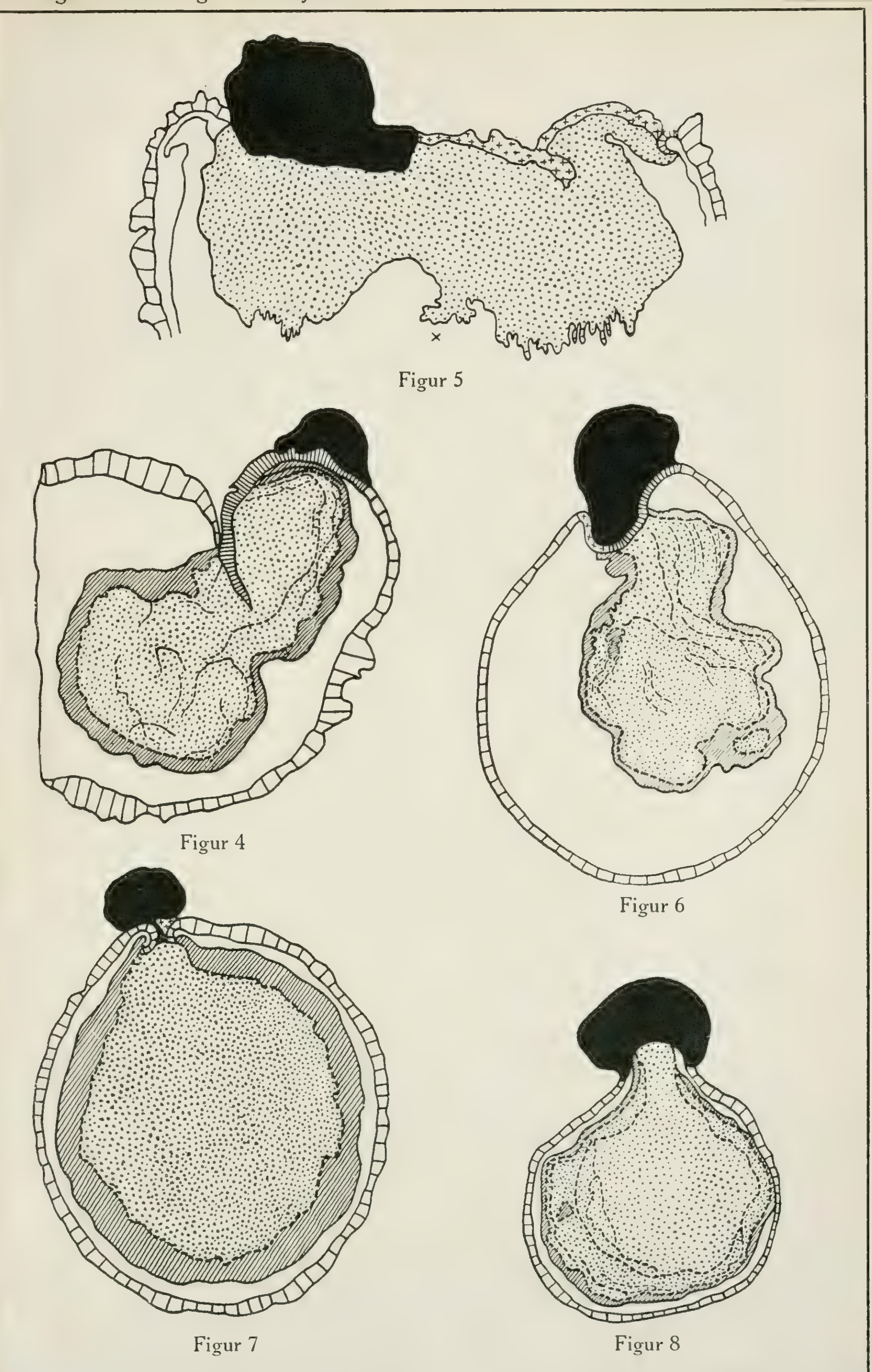
Figur 1

Figur 2

Figur 3

Louis Gerstner, Kunstanstalt, Leipzig





Figur 5

Figur 4

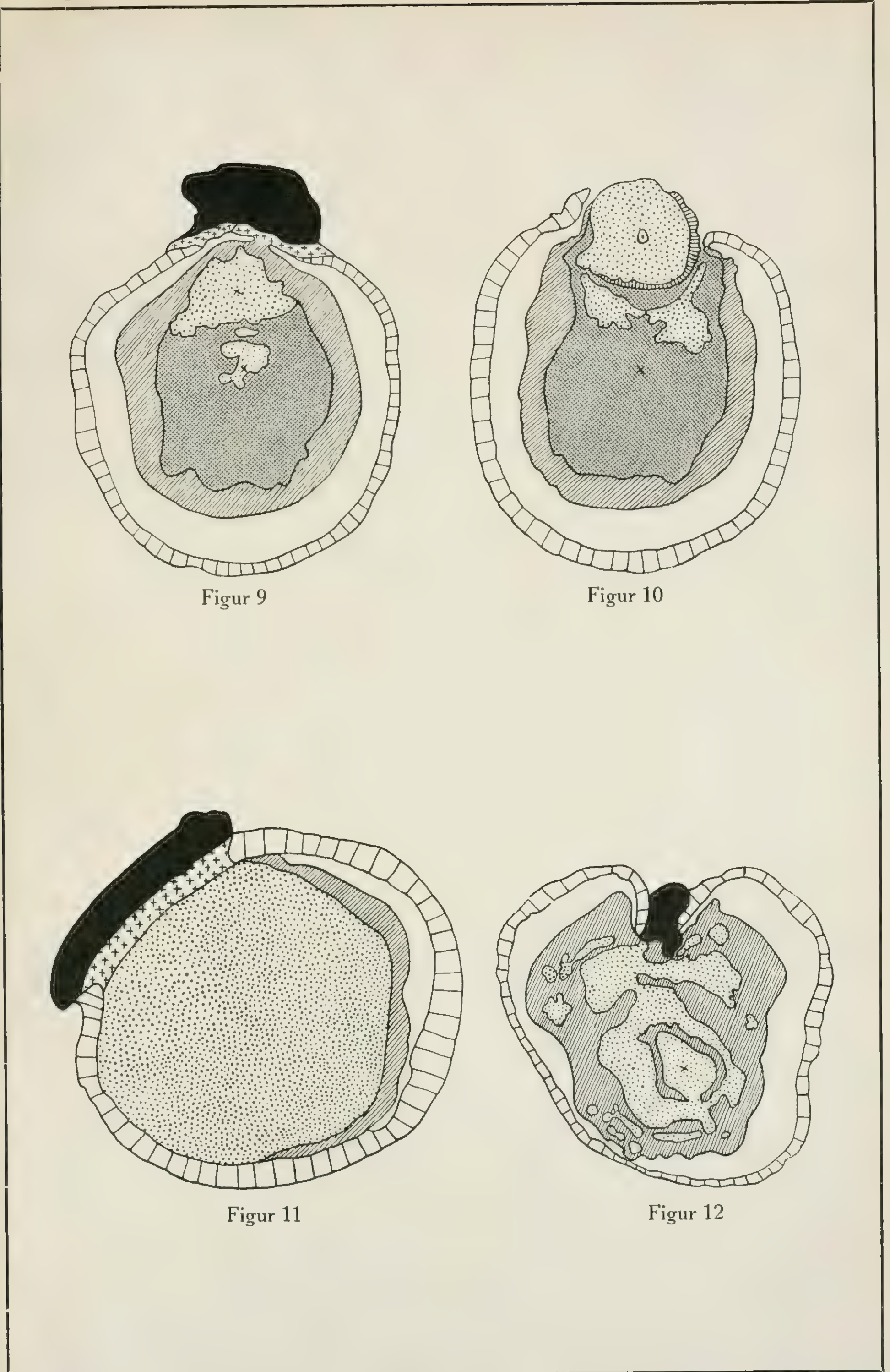
Figur 6

Figur 7

Figur 8

Louis Gerstner, Kunstanstalt, Leipzig





Figur 9

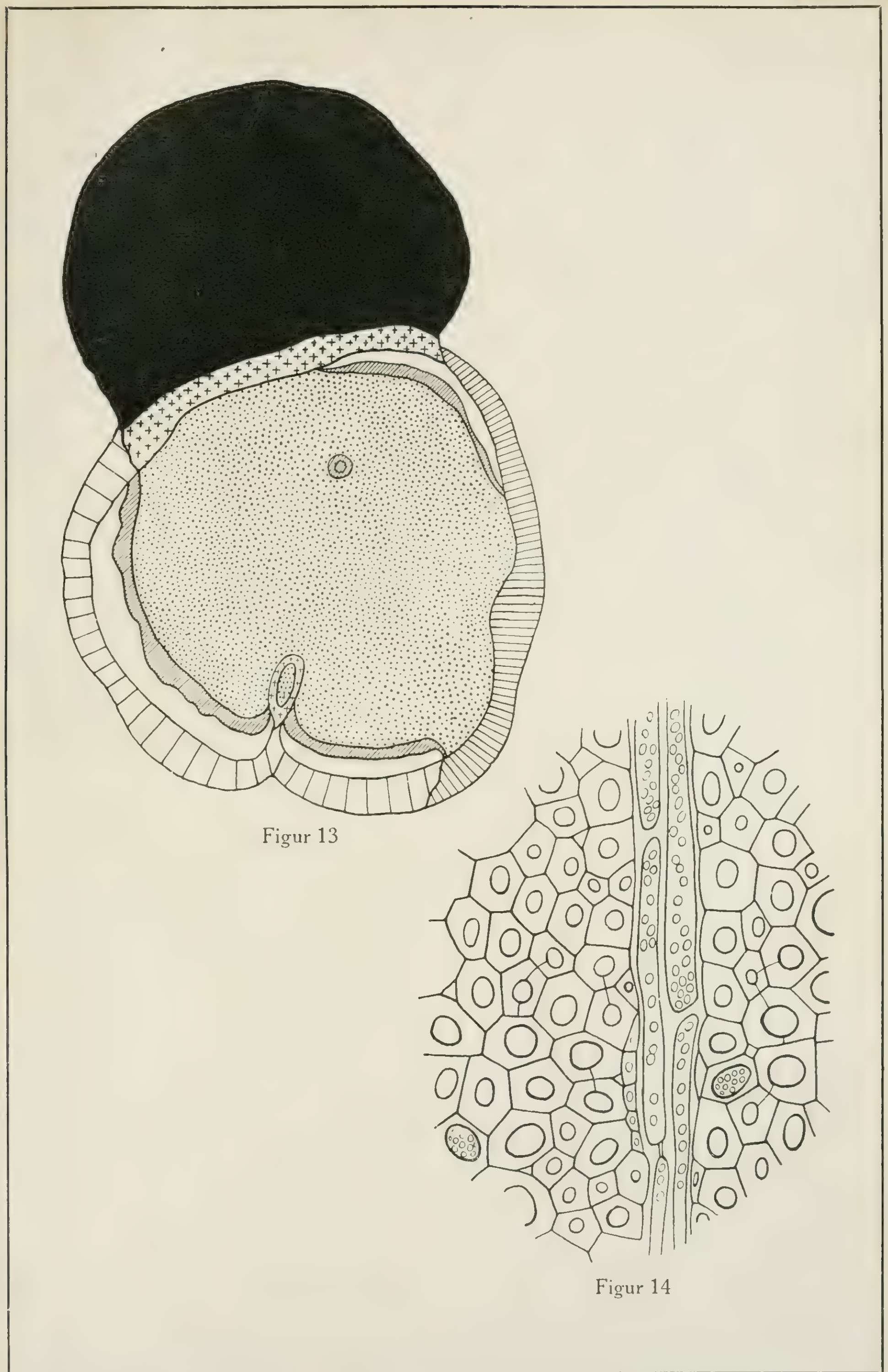
Figur 10

Figur 11

Figur 12

Louis Gerstner, Kunstanstalt, Leipzig



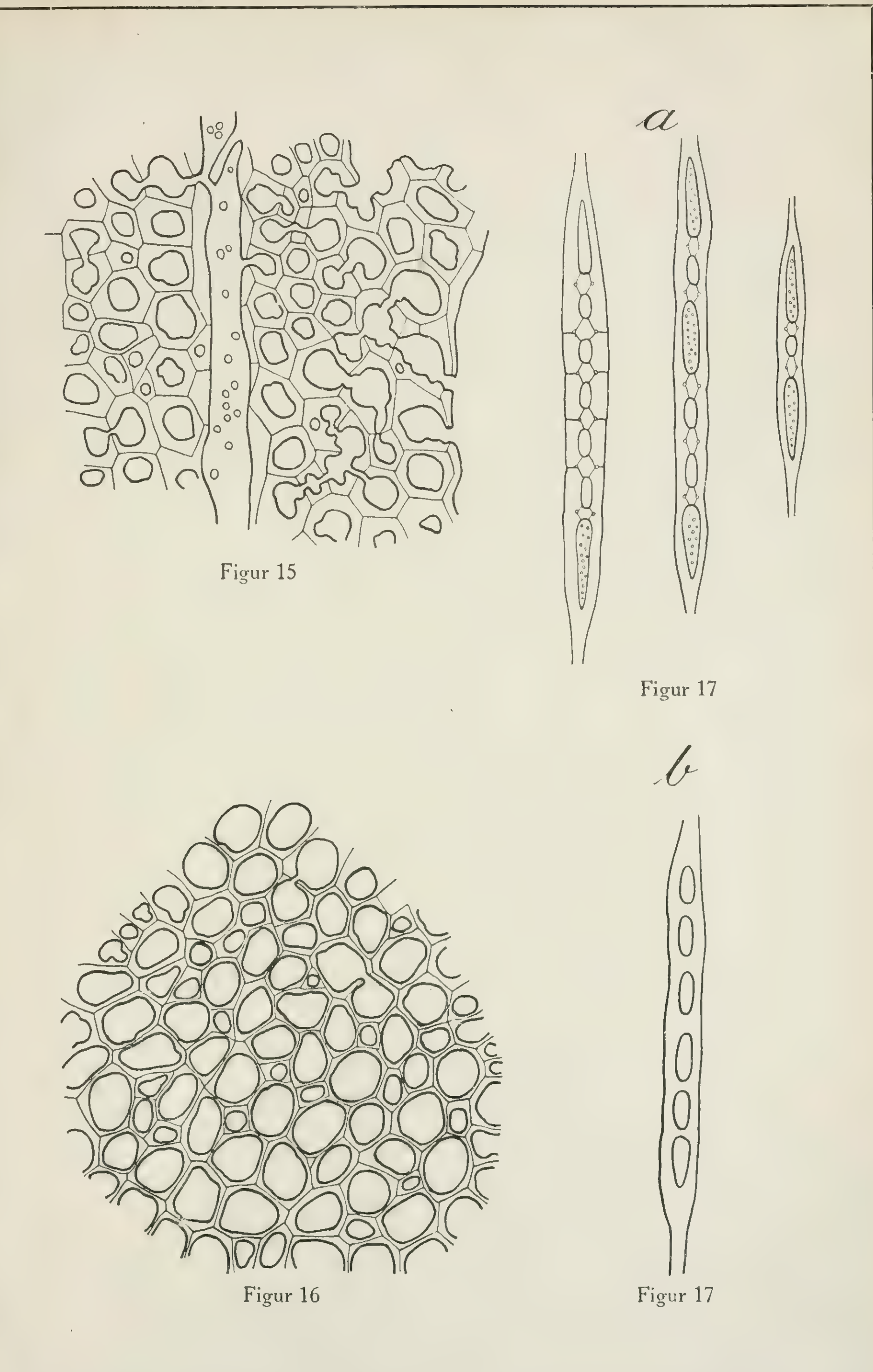


Figur 13

Figur 14

Louis Gerstner, Kunstanstalt, Leipzig





Figur 15

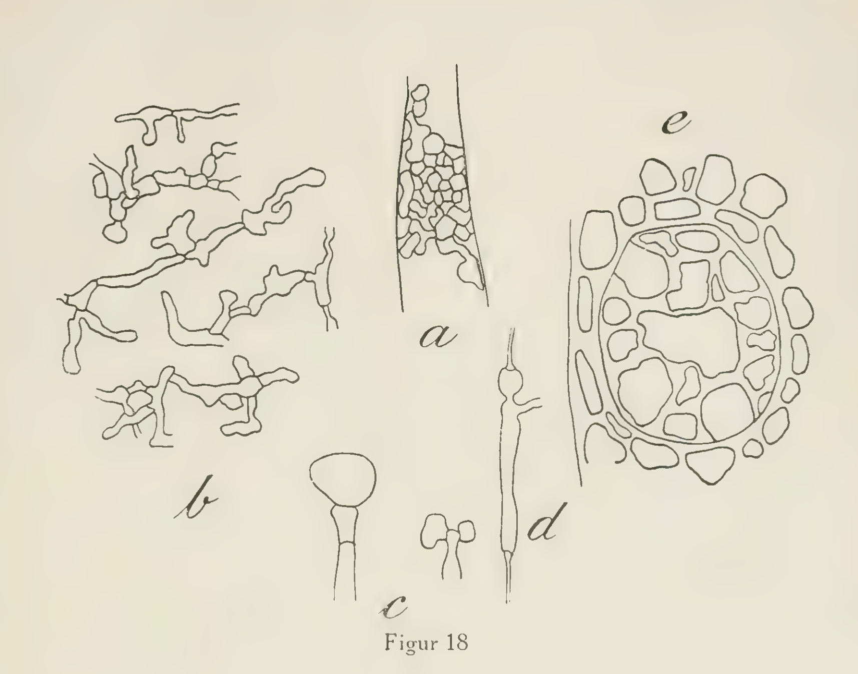
Figur 17

Figur 16

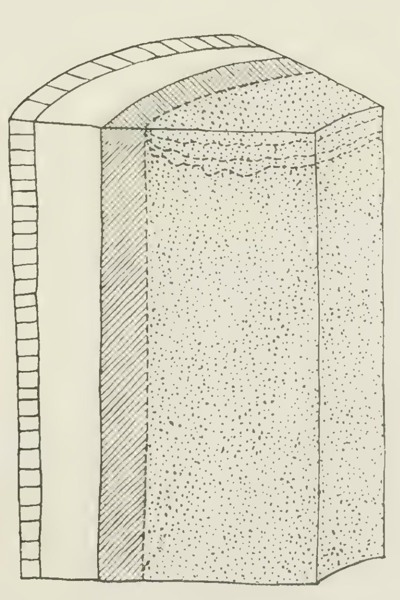
Figur 17

Louis Gerstner, Kunstanstalt, Leipzig





Figur 18



Figur 19

Louis Gerstner, Kunstanstalt, Leipzig



Aus dem botanischen Institut der Universität Königsberg.

Sero-diagnostische Untersuchungen über die Verwandtschaften innerhalb der Pflanzengruppe der Parietales.

Von **Alfred Preuß.**

Durch die Verwertung der Serum-Diagnostik für die systematische Botanik haben sich für die Erkenntnis der gegenseitigen Beziehungen der Pflanzenfamilien mit Unterstützung der bisherigen morphologischen und anatomischen Prinzipien wertvolle Schlüsse ziehen lassen[1]. So konnten Mez und Gohlke aus dem sero-diagnostischen Verhalten der Angiospermen schließen, daß diese Familien einander näher stehen als dies bisher in der Literatur angenommen wurde[2]. Damit war die Möglichkeit gegeben, einen systematischen Stammbaum auf Grund der morphologischen und anatomischen Verhältnisse und der sero-diagnostischen Erfahrungen aufzustellen. Lange[3] kam bei seinen Arbeiten, die im botanischen Institut zu Königsberg ausgeführt wurden, zu dem Resultat, daß die Reihe der Ranales die primärste des Angiospermen-Stammes ist und sich direkt an die höchsten Gymnospermen (Pinaceen) durch die Magnoliaceen anschließt. Dies Resultat wurde von den Pinaceen aus durch Kirstein[4]) reziprok bestätigt.

Nach oben hin fand Lange die Weiterentwickelung des Angiospermen-Stammes von den höchsten Ranales zu der Reihe der Parietales, speziell zu den *Reseduceae.* Meine Aufgabe bestand darin, dieses letztere Resultat auf Reziprozität hin zu prüfen und den genetischen Zusammenhang der Parietales-Familien untereinander und zu anderen Reihen des Pflanzenreiches zu untersuchen.

---

[1]) Mez und Gohlke, Physiolog.-system. Unters. über d. Verwandtschaft der Angiospermen. Cohn's Beiträge zur Biologie der Pflanzen, XII. 1. Breslau 1913.

[2]) Mez und Gohlke, l. c. S. 165.

[3]) Lange, Sero-diagnostische Untersuchungen über d. Verwandtschaften innerh. der Pflanzeng. der Ranales. Diss. Königsberg 1914.

[4]) Mez und Gohlke, l. c. S. 172.

Der Inhalt der Parietales.

Das Merkmal der parietalen Plazenten gab zuerst Lindley[1]) die Veranlassung zu einer Zusammenfassung von Pflanzenfamilien unter dem Namen: „Parietales.“ In den späteren maßgebenden Systemen finden wir die nahen Beziehungen der Familien mit parietaler Plazentation untereinander meist betont.

Die Systematik bis zur Mitte des vorigen Jahrhunderts ist von morphologischen Gesichtspunkten geleitet, wie es die Lehre von der Konstanz der Arten mit sich brachte. Erst später findet sich das Bestreben, ein wirklich natürliches, phylogenetisches System aufzustellen[2]). Ich brauche mich deshalb nur mit den wichtigsten Systemen der neueren Zeit bei der Feststellung des Umfanges der Parietales zu beschäftigen.

Eine geringe Anzahl von Familien umfaßt die Reihe der Parietales im System von Bentham und Hooker[3]), und zwar gehören dazu die *Sarraceniaceae, Papaveraceae, Cruciferae, Capparidaceae, Resedaceae, Cistaceae, Violaceae, Canellaceae* und *Bixaceae*. Davon stellen die *Sarraceniaceae* eine Ausnahme dar, da ihnen gerade das Merkmal der Parietalität der Plazenten fehlt. Neuerdings werden sie deshalb auch von den Parietales getrennt und bilden mit wenigen anderen Familien *(Droseraceae* und *Nepenthaceae)* eine neue Reihe (Engler)[4]). Auf das Vorkommen von parietalen Plazenten bei anderen Familien machen Bentham und Hooker in den Anmerkungen aufmerksam und nennen besonders die *Frankeniaceae, Tamaricaceae, Ternstroemiaceae, Hypericaceae, Ochnaceae, Moringaceae* und einige Ordnungen der Calycifloren. Von diesen Familien finden wir in späteren Systemen von den Calycifloren die *Passifloraceae* und sonst alle anderen als Parietales oder sehr nahe Verwandte derselben aufgeführt.

Eine andere Einteilung der Parietales-Familien nimmt Alexander Braun[5]) vor; der Autor unterscheidet die beiden Ordnungen der Rhoeadinae und der Parietales und bezeichnet als Rhoeadinae die Familien der *Papaveraceae, Capparidaceae, Resedaceae* und *Cruciferae* und als Parietales die Familien der *Droseraceae, Violaceae* und

---

[1]) John Lindley, Nixus plantarum 1833. Alex. Braun (Ascherson, Flora d. Prov. Brandenb. 1864 S. 49) gibt an, daß die Bezeichnung „Parietales“ von Endlicher herrührt. Es findet sich der Name bei Endlicher erst später in seinem Werke: Genera plantarum, 1836—40. Vgl. die historische Übersicht in John Lindley: The vegetable Kingdom. Third edition 1853 p. XXI und XLVIII.

[2]) Wettstein, Handb. der syst. Botanik. Leipzig und Wien, 1911, S. 4 ff.

[3]) Bentham und Hooker, Genera plantarum. London 1877. Vol. I. Pars I. S. VII.

[4]) Engler-Gilg, Syllabus, Berlin 1912, S. 201.

[5]) Alex. Braun, In Ascherson, Flora der Prov. Brandbg. 1864, S. 48 u. ff.

Frankeniaceae. Diese Zweiteilung der Parietales findet sich in vielen Systemen der neueren Zeit. v. Wettstein[1]) begründet dies wie folgt: „In histologischer Hinsicht ist für die Rhoeadales charakteristisch das Vorkommen von Milchzellen und gegliederten Milchsaftröhren bei den meisten *Papaveraceae,* von „Schlauchzellen" bei den *Fumaroideae,* von Myrosinzellen bei den übrigen Familien." Als morphologischer Unterschied wäre bemerkenswert das häufige Vorkommen der 2—4-Zähligkeit der Perianthkreise bei den Rhoeadales und das Vorherrschen der 5-Zähligkeit bei den übrigen Parietales. Da aber Übergangsformen sehr häufig sind, ja selbst Familien bald der einen, bald der anderen Gruppe zugezählt worden sind (z. B. stehen bei Eichler die *Resedaceae* bei den Parietales, bei Engler und v. Wettstein dagegen bei den Rhoeadales, die Koeberliniaceae ordnet v. Wettstein der Familie der Capparidaceae unter, im Engler'schen System stehen sie selbständig als Familie der Parietales), so liegt meiner Auffassung nach kein Grund zu einer Abtrennung vor. Mit Mez[2]) betrachte ich deshalb die Rhoeadales als eine Unterreihe der Parietales. Auch der Ausfall der Serum-Reaktion (siehe unten) macht eine derartige Unterordnung erforderlich, da danach die *Resedaceae* als Ascendenten sowohl der Rhoeadales, als auch der übrigen Parietales aufzufassen sind.

Eichler trennt die Familie der *Resedaceae* von den Rhoeadales, die sonst dieselbe Zusammensetzung wie bei Alex. Braun haben, und stellt sie zu seiner Reihe der Cistifloren. Obwohl in der allgemeinen Kennzeichnung der Reihe das Merkmal der Parietalität der Plazenten nicht berücksichtigt wird, bringt der Autor auf Grund von anderen Eigenschaften der Formen (Blütenhülle 5-zählig, mit Kelch und Corolle, Kelch dachig; Androeceum meist zahlreicher als Corolle, oft ∞; Gynaeceum (3) und mehr, mit oder ohne Fächerung, oberständig; Fruchtdehiszenz in gewöhnlicher Form) Familien zusammen, die wir als Parietales ansprechen müssen. Es finden sich bei den Rhoeadinae und den Cistiflorae die Parietales von Alex. Braun und Bentham und Hooker, ergänzt durch Familien, auf deren parietale Plazentation die letzten beiden Autoren teilweise schon hingewiesen hatten. Es treten bei Eichler folgende Familien hinzu: *Nepenthaceae, Elatinaceae, Tamaricaceae, Hypericaceae, Ternstroemiaceae, Dilleniaceae, Clusiaceae, Ochnaceae* und *Dipterocarpaceae.*

Diese letztgenannten Familien außer den ersten drei vereinigt Engler[3]) unter dem Namen *Theineae* als Unterreihe der Parietales

---

[1]) v. Wettstein, l. c. S. 571.

[2]) Mez und Gohlke, l. c. S. 171.

[3]) Engler-Gilg, Syllabus 1912, S. 258.

und fügt hinzu die Familien der *Eucryphiaceae*, *Caryocaraceae*, *Marcgraviaceae* und *Quiinaceae*.

v. Wettstein[1]) faßt dieselben Familien unter dem Namen Guttiferales zusammen und stellt sie als eigene Reihe hin, mit dem ausdrücklichen Bemerken, daß die Ähnlichkeiten mit den Parietales sehr groß sind. Als Unterscheidungsmerkmal führt der Autor an, daß die parietale Plazentation, wenn sie bei den Guttiferales auftritt, stets marginal ist, während sich bei den Parietales stets laminale Plazenten finden. Dies ist der wichtigste Unterschied zwischen dem System der Parietales bei Engler und v. Wettstein.

Beide Autoren fügen zu den vorhin bei Besprechung des Eichler'schen Systems erwähnten Familien noch folgende hinzu: *Fouquieraceae, Cochlospermaceae, Flacourtiaceae, Stachyuraceae, Turneraceae, Malesherbiaceae, Passifloraceae, Achariaceae, Caricaceae, Loasaceae, Datiscaceae, Begoniaceae* und *Ancistrocladaceae*.

Die *Droseraceae*, die bei Engler zusammen mit den *Sarraceniaceae* und *Nepenthaceae* die Reihe der Sarraceniales bilden, wie ich schon oben angedeutet habe, bleiben in dem v. Wettstein'schen System bei den Parietales. Ferner wäre als Abweichung von der Zusammenstellung bei Engler zu bemerken, daß v. Wettstein die kleine Familie der *Koeberliniaceae* den *Capparidaceae* unterordnet und die *Winteranaceae* = *Canellaceae* (Bentham und Hooker) unter die Polycarpicae rechnet.

Bei den Rhoeadales kommt in beiden Systemen die Familie der *Tovariaceae* hinzu, die nach v. Wettstein Übergangsformen zu den *Capparidaceae* und *Papaveraceae* enthält, ferner die Familie der *Moringaceae*, auf deren parietale Plazentation schon Bentham und Hooker hinwiesen, und die Baillon[2]) den *Capparidacaae* unterordnet.

Wegen der morphologischen und anatomischen Eigenschaften in bezug auf Fruchtknoten und Samen wurden die *Salicaceae* vielfach für die nächsten Verwandten der *Tamaricaceae* gehalten. Bentham, Hooker, Eichler u. a. brachten die *Salicaceae* bei den Amentales unter[3]). In den neuesten Systemen (Engler, v. Wettstein) stehen die *Salicaceae* isoliert und sind die einzige Familie der Salicales. v. Wettstein schreibt ihnen Beziehungen zu den Myricales und Juglandales zu. Morphologisch dürften wohl die *Salicaceae* mit Recht als Parietales-Familien mit stark reduziertem Perianth angesehen werden. Die Drüsen bei *Salix* und der Ringwulst bei *Populus* lassen

---

[1]) v. Wettstein, l. c. p. 594.

[2]) Baillon, Histoire des plantes. Bd. III. S. 168.

[3]) Vgl. d. Übersicht von Pax in Engler-Prantl: Natürl. Pflanzenfam. III. I. p. 35.

sich als letzte Reste einer Blumenkrone deuten. Serologisch konnten die Verwandtschaftsverhältnisse nicht näher untersucht werden wegen der Schwierigkeit, ein eiweißhaltiges Extrakt aus dem Samen zu gewinnen.

Im folgenden gebe ich eine Übersicht über die Familien, die in den einzelnen besprochenen Systemen als Parietales (inkl. Rhoeadales), resp. Cistiflorae (Eichler) aufgeführt werden. Als Parietales bezeichnen Bentham und Hooker folgende Familien: 1. *Sarraceniaceae*, 2. *Papaveraceae*, 3. *Cruciferae*, 4. *Capparidaceae*, 5. *Cistaceae*, 6. *Resedaceae*, 7. *Violaceae*, 8. *Canellaceae*, 9. *Bixaceae*.

Es hat hinzugefügt:

Alexander Braun:

10. *Droseraceae*, 11. *Frankeniaceae*.

Eichler:

12. *Nepenthaceae*, 13. *Hypericaceae*, 14. *Elatinaceae*, 15. *Tamaricaceae*, 16. *Ternstroemiaceae* (incl. *Marcgraviaceae*), 17. *Dilleniaceae*, 18. *Clusiaceae*, 19. *Ochnaceae*, 20. *Dipterocarpaceae*;

Engler und v. Wettstein:

21. *Moringaceae*, 22. *Tovariaceae*, 23. *Cochlospermaceae*, 24. *Koeberliniaceae*, 25. *Fouquieraceae*, 26. *Flacourtiaceae*, 27. *Stachyuraceae*, 28. *Malesherbiaceae*, 29. *Caricaceae*, 30. *Achariaceae*, 31. *Turneraceae*, 32. *Passifloraceae*, 33. *Loasaceae*, 34. *Begoniaceae*, 35. *Datiscaceae*;

Engler:

36. *Eucryphiaceae*, 37. *Caryocaraceae*, 38. *Quiinaceae*.

Die angewandten Methoden der Serum-Untersuchung.

I. Physiologische Kochsalzlösung als Lösungsmittel.

Zur Herstellung der Immunsera wurden ausschließlich Kaninchen verwendet, die stets intraperitoneal geimpft wurden. Eine genaue Beschreibung der Herstellung der Impfextrakte und der Impfung gibt Gohlke, auf dessen Arbeit ich verweise[1]).

Hier beschränke ich mich auf eine kurze Darstellung der Verwendung der Immunsera, die nach der Präzipitations- und nach der Conglutinationsmethode erfolgte.

Zu einem Versuche nach der Präzipitationsmethode füllte ich in jedes von etwa 8 Gläschen in einem Reagenzglashalter je 1 ccm

---

[1]) Gohlke, Die Brauchbarkeit der Serumdiagnostik für den Nachweis zweifelhafter Verwandtschaftsverhältnisse im Pflanzenreich. Diss. Königsberg 1913, S. 33 ff.

Pflanzensamen-Extrakt, das durch physiologische Kochsalzlösung (0,85%) hergestellt wurde, in steigenden Verdünnungen (im ersten Glase ein Extrakt von 1 gr Samenmehl auf 200 ccm physiologische Kochsalzlösung, im zweiten ein Extrakt von 1 gr Samenmehl auf 400 ccm Kochsalzlösung usw. Zur Abkürzung schreibe ich 1:200, 1:400 usw.). Die Verdünnung geschah durch physiologische Kochsalzlösung mittels steriler Pipetten. Zu jedem dieser Gläschen wurde dann 0,1 ccm Immunserum (I. S.) zugegeben. Zur Kontrolle dienten: 1 Gläschen mit reinem Extrakt (R. E.) in der Anfangs-Konzentration (meist 1: 200), 1 Gläschen mit 1 ccm R. E. + 0,1 ccm Normalkaninchen-Serum (N. S.), 1 Gläschen mit 1 ccm physiologischer Kochsalzlösung + 0,1 ccm I. S.

War ein Immunserum hochwertig, dann erfolgte sofort nach Zusetzen des Immunserums und Vermischen durch Umschütteln in den Gläschen mit konzentriertem Extrakt des Antigens eine milchige Trübung, die sich zu feinflockigem Niederschlage verdichtete und zu Boden senkte. Das sofortige Auftreten einer Trübung ließ sich in entsprechend schwächerem Maße in den weniger konzentrierten Extrakten beobachten (etwa bis zum 6. oder 7. Glase mit einer Verdünnung 1:6400 resp. 1:12800). Die Gläschen wurden dann 12 Stunden im Brutschranke einer Temperatur von 37° ausgesetzt, worauf die Auswertung der Ausfälle stattfand. In den Aufzeichnungen bedeutet ++++ einen sehr starken Ausfall, +++, ++, + einen entsprechend geringeren. Die Klarheit der Flüssigkeit ohne Bodensatz wird durch — und eine Trübung durch Tbg. bezeichnet.

Bei der zweiten Methode, der Conglutinationsmethode, wird die Eigenschaft des in frischem (aktivem) Rinderserum (R. S.) enthaltenen Conglutinin, eine Fällung von Eiweiß aus dem Extrakte durch Immunserum zu beschleunigen, benützt. In sechs Gläschen eines Reagenzglashalters wird je 1 ccm Pflanzensamenextrakt von gleicher Konzentration gefüllt und dann dem ersten Gläschen 0,08 ccm I. S., dem zweiten 0,02 ccm, dem dritten 0,01 ccm und dem vierten 0,005 ccm I. S. zugesetzt. In das letzte, sechste, Gläschen kommt 0,08 ccm Normalkaninchenserum. Diese Anordnung wird dann auf zwei Stunden in den Brutschrank zur „Sensibilisierung" gesetzt, worauf jedem Gläschen 0,4 ccm frisches Rinderserum zugefügt werden. Dann kommen die Gläschen abermals in den Brutschrank, und es erfolgen die Aufzeichnungen nach 20, 40, 60, 90, 120 und 150 Minuten seit dem Zusetzen des R. S. Die positiven Reaktionen wurden je nach der Stärke des Ausfalles durch ++++, +++, ++, +, die Klarheit der Flüssigkeit im Laufe des Versuches durch —, eine Trübung durch Tbg. angedeutet. Je nach der mehr oder weniger ähnlichen Zusammensetzung des Eiweißes der untersuchten Pflanzen mit dem Ei-

weiß des bei der Herstellung des Immunserums benützten Injektionsmateriales erfolgte eine schnellere und stärkere oder langsamere und geringere Ausfällung.

Die Conglutinationsmethode hat vor der zuerst beschriebenen den Vorzug, daß die Ausfällung bedeutend schneller eintritt, und man dadurch in der Lage ist, den Verlauf während einer relativ kurzen Zeit (150 Minuten) zu verfolgen. Ferner ist der Verbrauch an Immunserum ein bedeutend geringerer. Zwar tritt als neuer Faktor, der die Güte und das Gelingen einer Reaktion beeinflussen könnte, das Rinderserum hinzu, doch habe ich bei den verschiedentlichen Wiederholungen der Conglutinationsversuche Störungen durch das Rinderserum nicht beobachten können.

Reagierte ein Extrakt auf das Immunserum (positive Reaktion), dann zeigte sich zuerst eine zunehmende Trübung; darauf fand eine feinflockige Zusammenballung statt, die sich langsam zu Boden setzte. Zeigte der Kontrollversuch mit Normalkaninchenserum einen Ausfall, was bei zu stark konzentrierten Extrakten oft geschah, so trat dieser plötzlich auf, d. h. ohne daß vorher bei der Beobachtung eine Änderung in der Flüssigkeit zu bemerken war. Dieser Ausfall war großflockig (Abkürzung in den Tabellen: Fl.) und bei genügender Kenntnis der Methoden sicher von einer typischen Ausflockung zu unterscheiden. Sobald der Ausfall den Boden des Reagenzglases bedeckt, ist aber eine Unterscheidung nicht mehr möglich.

Eine besondere Schwierigkeit bei den Verwandtschaftsreaktionen bestand darin, daß die Extrakte, die mit physiologischer Kochsalzlösung hergestellt wurden, nicht alle den gleichen Eiweißgehalt hatten[1]). Es wurden deshalb die Reaktionsextrakte stets nach Esbach auf ihren Eiweißgehalt hin untersucht, um dann durch Konzentration resp. Verdünnung eine gleiche Eiweißmenge — soweit dies eben möglich war, — in den Extrakten zu erhalten.

Es gelang mir nicht, in allen Fällen brauchbare Extrakte herzustellen. Bei verschiedenen Samen löste die physiologische Kochsalzlösung kein durch Esbach'sches Reagenz fällbares Eiweiß. Versuchte ich einen stärkeren Gehalt dadurch zu erzielen, daß ich mir konzentriertere Extrakte (etwa 1 : 50) herstellte, so hatte ich damit auch keinen Erfolg. Die Esbach'sche Lösung wies keine auch nur annähernd genügenden Mengen nach. Überdies war ein solches Extrakt zur Serumreaktion gänzlich unbrauchbar, da nach Zusatz jeden Serums in der Flüssigkeit eine starke Trübung entstand, die sich als dicker (nicht flockiger) Niederschlag am Boden des Reagenzglases

---

[1]) Vgl. die Ausführungen von Mez und Gohlke, l. c. S. 162.

sammelte. Das reine Extrakt ohne jeglichen Zusatz blieb völlig klar. Diese letzten Versuche waren besonders charakteristisch bei *Frankenia pulverulenta*, *Myricaria germanica*, *Begonia semperflorens* und *Tilia cordata*.

II. Natronlauge als Lösungsmittel.

Die Samen von *Hypericum perforatum* lieferten ebenso wie die anderen *Hypericaceae*, die ich daraufhin untersuchte, in physiologischer Kochsalzlösung ein sehr eiweißarmes Extrakt, sodaß weder die Reaktion damit als brauchbar gelten konnte, noch die Herstellung eines Immunserums trotz verschiedentlicher Versuche gelang. Da die Stellung der *Hypericaceae* zu den Parietales wichtig erschien, versuchte ich ein anderes Lösungsmittel.

Die Bedenken, welche dem neutralen phosphorsauren Natron für die Lösung des Eiweißes entgegenstehen und dies Reagens ausschließen, sind bereits früher[1]) präzisiert.

Nach den von Herrn Prof. Mez angestellten Versuchen war Natronlauge als brauchbares Lösungsmittel anzusehen. 0,1%ige Lauge löste fast ebensoviel Eiweiß aus den Samen von *Hypericum perforatum* wie die 1%ige Lauge (durch Esbach festgestellt); in 5%iger Lösung zeigte sich ein ganz bedeutend geringerer Eiweißausfall.

Ich wählte deshalb die 0,1%ige Natronlauge, um die störenden Einflüsse der Lauge auf das geimpfte Tier zu vermeiden; die 1%ige Lauge würde das Kaninchen nach der Injektion nur unnötig angegriffen haben, ohne daß dafür eine entsprechend größere Eiweißmenge aus den Samen gewonnen wäre als durch 0,1%ige Lauge.

Die Mischung von 1 gr *Hypericum*-Samenmehl und 20 ccm 0,1%iger Natronlauge hatte etwa den bei Kochsalzextrakten gewohnten Eiweißgehalt eines Impfextraktes aus eiweißreichen Samen. Ich injizierte dem Kaninchen, einem mittelgroßen, ausgewachsenen Tiere, intraperitonal innerhalb 10 Tagen 27 ccm Extrakt (1 : 20); mit 5 ccm fing ich an. Das Tier überstand die Impfungen verhältnismäßig gut und zeigte am nächsten Tage nach der Impfung eine anscheinend nur wenig geschwächte Freßlust, sodaß es nicht sehr abmagerte. Die darauf folgende Blutabnahme zeigte schon beginnende Immunisierung. Nach zwei weiteren Impfungen von je 10 ccm innerhalb der nächsten 4 Tage erfolgte am 6. Tage nach der letzten Injektion eine zweite Blutabnahme, die ein hochwertiges Serum mit dem Titer 1 : 25600 nachwies. Dann wurde das Tier nach 24-stündigem Hungern geschlachtet.

[1]) Mez und Gohlke, l. c. S. 161.

Die Herstellung der Versuchsextrakte mit Natronlauge erforderte weitgehende Untersuchungen, da festzustellen war, ob die mit Natronlauge gewonnenen Eiweißextrakte den Kochsalzextrakten gleichartig sind. Zu den ersten Conglutinationsversuchen stellte ich mir die Extrakte von verschiedenen Untersuchungsmaterialien in der Weise her, daß ich 1 g Samenmehl mit 50 ccm 0,1%iger Natronlauge mischte und mehrere Stunden stehen ließ. Das Filtrat davon verdünnte ich mit physiologischer Kochsalzlösung und neutralisierte mit verdünnter Essigsäure. Zum Nachweis der Neutralität diente Lakmuspapier. Die Versuche mit solchen Extrakten verliefen ergebnislos. Auch die Verdünnung mit Kochsalzlösung und Neutralisation am nächsten Tage hatte kein befriedigendes Ergebnis.

Dann benutzte ich folgende Methode: 1 g Samenmehl wurde mit 50 ccm 0,1%iger Natronlauge gemischt und blieb nach kräftigem Umschütteln ca. 12—16 Stunden bis zum nächsten Tage stehen, wurde dann bis auf 1 : 400 resp. 1 : 800 oder 1 : 1600 je nach dem Eiweißgehalte durch Natronlauge verdünnt und klar filtriert. Zur Neutralisation wurde eine schwache Essigsäure hergestellt, sodaß 30 ccm Extrakt von etwa 2—3 ccm Säure neutral gemacht wurden. Da die Natronlauge in großer Menge Farbstoffe aus dem Samen löst, bestimmte ich die zur Neutralisation nötige Säure durch Phenolphtalein bei einer entsprechenden Menge Natronlauge von der Konzentration des Lösungsmittels. Das Zusetzen der Säure geschah unter kräftigem Schütteln des Extraktes. Zum Schluß wurde noch die Lakmuspapier-Probe gemacht. Derartig hergestellte Extrakte erwiesen sich als brauchbar[1]).

Wurde das *Hyperium*-Extrakt nicht neutralisiert, dann zeigte sich nach beiden Methoden kein Ausfall; die Wirkung des Immunserums wurde durch die Lauge aufgehoben. Die neutralisierten Extrakte reagierten in derselben Weise typisch wie bei den schon vorher gemachten Versuchen mit anderen Seren, wobei physiologische Kochsalzlösung das Lösungsmittel gewesen war. Wenige Tropfen überschüssiger Säure genügten, um den Ausfall deutlich zu verstärken[2]).

Da durch Natronlauge verhältnismäßig bedeutend mehr Eiweiß in Lösung geht als durch physiologische Kochsalzlösung, so ruft Normalserum meist noch bei einer Mischung von 1 g Samenmehl auf 400 ccm, manchmal noch auf 800 ccm Natronlauge einen, wenn auch geringen, Ausfall hervor. Bei etwa dem gleichen Eiweißgehalte in physiologischer Kochsalzlösung fand sich eine ähnliche Erscheinung. Deshalb machte

---

[1]) Die Lösungsfähigkeit von neutraler (durch Essigsäure) 0,1%iger Natronlauge (Natriumacetat) ist gering.

[2]) Vgl. Rostoski, Verhandl. d. mediz. Ges. zu Würzburg. Neue Folge Bd. XXIV, 1902.

ich Parallelversuche mit Normalkaninchenserum nach der Präzipitationsmethode.

Um die auf diese Weise für *Hypericum perforatum* gefundenen Resultate für die Einreihung der Familie ins System verwerten zu können, mußte erst erwiesen werden, daß die Versuche mit Natronlauge als Lösungsmittel denen mit physiologischer Kochsalzlösung in ihrer Geltung als Eiweißverwandtschafts-Reaktionen gleichwertig sind. Dazu benutzte ich die schon vorher gewonnenen Resultate mit *Reseda*-Immunserum und stellte mir ein neues Immunserum von *Reseda* her, jetzt aber mit Natronlauge als Lösungsmittel[1]).

Ich impfte ein Kaninchen mit *Reseda grandiflora*-Extrakt (NaOH, 1:20)[1]) jeden dritten Tag.

Nach 4 Impfungen (32 ccm) und nach einer Wartezeit von 6 Tagen war bei der Probeblutabnahme eine geringe Immunität bemerkbar. Nach drei weiteren Injektionen mit im ganzen 28,5 ccm (je 9,5 ccm), wobei ich die Konzentration bis auf 1:10 steigerte, hatte das Serum den Titer 1:12800. Nach 24stündigem Hungern wurde das Tier geschlachtet.

Die Reaktionsextrakte wurde in der oben bei *Hypericum* gegeschilderten Weise hergestellt. Eiweißbestimmungen (nach Esbach) wurden bei allen Reaktionsextrakten vorgenommen. Als höchste Konzentration wurde für die Conglutinationsmethode 1:400, für die Präzipitationsmethode 1:200 benutzt. Beide Methoden lieferten einwandfreie Resultate.

Der Vergleich mit den Reaktionen, die ich mit *Reseda grandiflora* (NaCl)-I. S. gewonnen hatte, zeigte, daß diese Ergebnisse sich sehr gut vereinigen ließen. Die Unterschiede müssen lediglich dem verschiedenen Eiweißgehalte der Extrakte zugeschrieben werden; z. B. reagierte *Viola odorata*-Extrakt (NaCl) schwach positiv mit *Reseda* (NaCl) I. S., nicht dagegen *Viola*-Extrakt (NaOH) mit Reseda (NaOH) I. S. nach der Conglutinationsmethode. Der Präzipitationsversuch zeigte dagegen einen Ausfall. Das zum Conglutinationsversuche benutzte Extrakt (NaOH) enthielt (was die Differenz erklärt) nach Esbach kein Eiweiß. Ähnlich verhielt es sich mit

---

[1]) Der Kürze wegen möchte ich mich folgender Ausdrucksweise bedienen: Wenn ich 1 g Reseda-Samenmehl mit x ccm 0,85%iger Kochsalzlösung mische, so nenne ich diesen Extrakt *Reseda*-Extrakt (NaCl, 1:x) und ähnlich die Mischung mit x ccm 0,1%iger Natronlauge: *Reseda*-Extrakt (NaOH, 1:x). In derselben Weise verstehe ich unter *Reseda* (NaCl)-I. S. das Immunserum von *Reseda*, wenn das Impfextrakt durch 0,85%ige Kochsalzlösung hergestellt ist und unter *Reseda* (NaOH)-I. S. das Immunserum von *Reseda*, wenn 0,1%ige Natronlauge das Lösungsmittel des Impfextraktes war.

Bixa Orellana, bei den (NaCl)-Versuchen reagierte *Bixa* schwach positiv, *Bixa*-Extrakt (NaOH) zeigte mit *Reseda* (NaOH)-I. S. nach der Conglutinationsmethode keine Ausflockung; die Eiweißbestimmung war auch hier negativ. Der Versuch wurde wiederholt, der Ausfall war sehr stark; mittels der Esbach'schen Lösung fiel im Extrakte viel Eiweiß aus. Die verschiedenen Eiweißgehalte verursachten also diese Verschiedenheit der Versuche. Ähnlich verhielt es sich nach der Conglutinationsmethode bei der Reaktion mit *Magnolia, Podophyllum* und *Moringa*, die eine schwächere Ausflockung zeigten wie bei den (NaCl)-Versuchen. Im übrigen ergab sich kein wesentlicher Unterschied. Deshalb durfte ich die Resultate, die ich mit *Hypericum perforatum* gewonnen hatte, verwerten.

Da das *Reseda*-(NaOH)-I. S. auf *Reseda*-Extrakt (NaCl) in gleicher Weise stark reagierte, und ich umgekehrt bei der Verarbeitung des *Reseda*-(NaCl)-I. S. feststellen konnte, daß das *Reseda*-(NaCl)-I.S. in *Reseda*-Extrakt-(NaOH) eine typische starke Ausfällung erzeugte, wenn nur derselbe Eiweißgehalt in den Extrakten war, so regte diese Tatsache zur Untersuchung an, ob das Verfahren sich nicht verallgemeinern ließe, sodaß auch bei (NaCl)-Immunserum (NaOH)-Extrakte benutzt werden können und umgekehrt. Zu diesem Zwecke stellte ich mir (NaCl)-Extrakte her in derselben Konzentration, die ich bei den Versuchen mit *Reseda*-(NaCl)-I. S. gebraucht hatte und verwendete sie nach beiden Methoden. Der Vergleich mit den Resultaten von *Reseda*-(NaCl)I.-S. zeigte eine weitergehende Ähnlichkeit als die Ergebnisse der vorigen Anordnung, was lediglich den jetzt bedeutend gleichmäßigeren Eiweißgehalten zuzuschreiben sein dürfte. *Bixa, Viola, Podophyllum* und *Moringa* zeigten jetzt eine stärkere Ausflockung (siehe d. folg. Tabellen).

Damit war festgestellt, daß sero-diagnostisch zwischen dem durch physiologische Kochsalzlösung und dem durch Natronlauge gelösten Eiweiß bei den untersuchten Samen kein Unterschied bestand, daß ich daher bei der Verarbeitung der auf die zwei Arten gewonnenen Sera sowohl (NaCl)-, als auch (NaOH)-Extrakten verwenden konnte.

Die Resultate der Versuche mit Reseda grandiflora (NaOH)-Immunserum und den auf beide Arten hergestellten Extrakten zeigen folgende Tabellen:

I. Natronlauge als Lösungsmittel der Extrakte.

Conglutinationsmethode.

Nr.	Extrakt von	E. ccm	J. S. ccm	N. S. ccm		R.S. ccm	Ausflockung nach 20′	40′	60′	90′	120′	150′	Eiweißgehalt d. Extr. nach Esbach
1.	Reseda grandiflora	1,0	0,08	—	2 Stunden im Brutschrank (37°)	0,4	Tbg.	+	++	+++	+++	+++	××[1]
		1,0	0,02	—		0,4	Tbg.	Tbg.	+	++	++	+++	
		1,0	0,01	—		0,4	Tbg.	Tbg.	+	+	+	+	
		1,0	0,005	—		0,4	—	—	Tbg.	+	+	+	
		1,0	—	—		0,4	—	—	—	—	—	—	
		1,0	—	0,08		0,4	—	—	—	—	—	—	
2.	Cleome Candelabrum	1,0	0,08	—		0,4	Tbg.	+	+	++	++	++	××
		1,0	0,02	—		0,4	—	Tbg.	+	+	+	+	
		1,0	0,01	—		0,4	—	—	Tbg.	Tbg.	+	+	
		1,0	0,005	—		0,4	—	—	—	—	+	+	
		1,0	—	—		0,4	—	—	—	—	—	—	
		1,0	—	0,08		0,4	—	—	—	—	—	—	
3.	Cheiranthus Cheiri	1,0	0,08	—		0,4	Tbg.	+	+	++	++	++	××
		1,0	0,02	—		0,4	Tbg.	Tbg.	Tbg.	Tbg.	Tbg.	Tbg.	
		1,0	0,01	—		0,4	—	Tbg.	Tbg.	Tbg.	Tbg.	Tbg.	
		1,0	0,005	—		0,4	—	—	—	—	Tbg.	Tbg.	
		1,0	—	—		0,4	—	—	—	—	—	—	
		1,0	—	0,08		0,4	—	—	—	—	—	—	
4.	Helianthemum vulgare	1,0	0,08	—		0,4	Tbg.	Tbg.	Tbg.	Tbg.	Tbg.	Tbg.	××
		1,0	0,02	—		0,4	—	—	—	—	—	—	
		1,0	0,01	—		0,4	—	—	—	—	—	—	
		1,0	0,005	—		0,4	—	—	—	—	—	—	
		1,0	—	—		0,4	—	—	—	—	—	—	
		1,0	—	0,08		0,4	—	—	—	—	—	—	
5.	Hypericum perforatum	1,0	0,08	—		0,4	—	—	Tbg.	Tbg.	Tbg.	Tbg.	×
		1,0	0,02	—		0,4	—	—	—	Tbg.	Tbg.	Tbg.	
		1,0	0,01	—		0,4	—	—	—	—	—	—	
		1,0	0,005	—		0,4	—	—	—	—	—	—	
		1,0	—	—		0,4	—	—	—	—	—	—	
		1,0	—	0,08		0,4	—	—	—	—	—	—	
6.	Bixa Orellana	1,0	0,08	—		0,4	—	—	—	—	—	—	—
		1,0	0,02	—		0,4	—	—	—	—	—	—	
		1,0	0,01	—		0,4	—	—	—	—	—	—	
		1,0	0,005	—		0,4	—	—	—	—	—	—	
		1,0	—	—		0,4	—	—	—	—	—	—	
		1,0	—	0,08		0,4	—	—	—	—	—	—	

[1]) Die Eiweißgehalte der Extrakte sind durch ×××, ××, × angedeutet; kein Eiweißausfall nach Esbach wurde durch — und eine Trübung durch Tbg. aufgezeichnet.

Nr.	Extrakt von	E. ccm	J. S. ccm	N. S. ccm		R. S. ccm	Ausflockung nach 20′	40′	60′	90′	120′	150′	Eiweißgehalt d. Extr. nach Esbach
7.	Bixa Orellana	1,0	0,08	—	2 Stunden im Brutschrank (37°)	0,4	Tbg.	++	+++	+++	+++	+++	×××
		1,0	0,02	—		0,4	Tbg.	+	++	++	++	++	
		1,0	0,01	—		0,4	—	+	++	++	++	++	
		1,0	0,005	—		0,4	—	+	+	+	+	+	
		1,0	—	—		0,4	—	—	—	—	fl.	fl.	
		1,0	—	0,08		0,4	—	—	—	—	fl.	fl.	
8.	Malva rotundifolia	1,0	0,08	—		0,4	—	—	Tbg.	Tbg.	Tbg.	+	—
		1,0	0,02	—		0,4	—	—	—	Tbg.	Tbg.	Tbg.	
		1,0	0,01	—		0,4	—	—	—	—	Tbg.	Tbg.	
		1,0	0,005	—		0,4	—	—	—	—	—	—	
		1,0	—	—		0,4	—	—	—	—	—	—	
		1,0	—	0,08		0,4	—	—	—	—	—	—	
9.	Akebia quinata	1,0	0,08	—		0,4	—	—	—	—	—	—	×
		1,0	0,02	—		0,4	—	—	—	—	—	—	
		1,0	0,01	—		0,4	—	—	—	—	—	—	
		1,0	0,005	—		0,4	—	—	—	—	—	—	
		1,0	—	—		0,4	—	—	—	—	—	—	
		1,0	—	0,08		0,4	—	—	—	—	—	—	
10.	Chelidonium majus	1,0	0,08	—		0,4	—	—	—	Tbg.	Tbg.	Tbg.	—
		1,0	0,02	—		0,4	—	—	—	—	Tbg.	Tbg.	
		1,0	0,01	—		0,4	—	—	—	—	—	—	
		1,0	0,005	—		0,4	—	—	—	—	—	—	
		1,0	—	—		0,4	—	—	—	—	—	—	
		1,0	—	0,08		0,4	—	—	—	—	—	—	
11.	Moringa pterygosperma	1,0	0,08	—		0,4	—	—	—	Tbg.	Tbg.	Tbg.	Tbg.
		1,0	0,02	—		0,4	—	—	—	—	Tbg.	Tbg.	
		1,0	0,01	—		0,4	—	—	—	—	—	—	
		1,0	0,005	—		0,4	—	—	—	—	—	—	
		1,0	—	—		0,4	—	—	—	—	—	—	
		1,0	—	0,08		0,4	—	—	—	—	—	—	
12.	Podophyllum Emodi	1,0	0,08	—		0,4	—	—	—	Tbg.	Tbg.	Tbg.	×
		1,0	0,02	—		0,4	—	—	—	—	Tbg.	Tbg.	
		1,0	0,01	—		0,4	—	—	—	—	—	—	
		1,0	0,005	—		0,4	—	—	—	—	—	—	
		1,0	—	—		0,4	—	—	—	—	—	—	
		1,0	—	0,08		0,4	—	—	—	—	—	—	
13.	Gentiana lutea	1,0	0,08	—		0,4	—	—	—	—	—	—	Tbg.
		1,0	0,02	—		0,4	—	—	—	—	—	—	
		1,0	0,01	—		0,4	—	—	—	—	—	—	
		1,0	0,005	—		0,4	—	—	—	—	—	—	
		1,0	—	—		0,4	—	—	—	—	—	—	
		1,0	—	0,08		0,4	—	—	—	—	—	—	

Nr.	Extrakt von	E. ccm	J. S. ccm	N. S. ccm		R.S. ccm	Ausflockung nach 20′	40′	60′	90′	120′	150′	Eiweißgehalt d. Extr. nach Esbach
14.	Campanula Medium	1,0	0,08	—	2 Std. im Brutschrank (37°)	0,4	—	—	—	—	—	—	Tbg.
		1,0	0,02	—		0,4	—	—	—	—	—	—	
		1,0	0,01	—		0,4	—	—	—	—	—	—	
		1,0	0,005	—		0,4	—	—	—	—	—	—	
		1,0	—	—		0,4	—	—	—	—	—	—	
		1,0	—	0,08		0,4	—	—	—	—	—	—	
15.	Viola odorata	1,0	0,08	—		0,4	—	—	—	—	—	—	—
		1,0	0,02	—		0,4	—	—	—	—	—	—	
		1,0	0,01	—		0,4	—	—	—	—	—	—	
		1,0	0,005	—		0,4	—	—	—	—	—	—	
		1,0	—	—		0,4	—	—	—	—	—	—	
		1,0	—	0,08		0,4	—	—	—	—	—	—	

Praecipitationsmethode.

Extrakt von	0,1 ccm J. S. + Extrakt						0,1 ccm N.S. + Extrakt			R. E.	Eiweißgehalt nach Esbach
	1 : 200	1 : 400	1 : 800	1 : 1600	1 : 3200	1 : 6400	1 : 200	1 : 400	1 : 800	1 : 200	
Reseda grandiflora	++++	++	++	+	+	+	—	—	—	—	××
Cleome Candelabrum	+	+	+	+	—	—	—	—	—	—	××
Cheirantus Cheiri	++	+	+	+	—	—	—	—	—	—	××
Helianthemum vulgare	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	××
Hypericum perforatum	+	(+)	—	—	—	—	—	—	—	—	××
Bixa Orellana	+	(+)	—	—	—	—	—	—	—	—	××
Papaver somniferum	+	Spur	—	—	—	—	—	—	—	—	×
Chelidonium majus	Spur	Spur	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Viola odorata	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	×
Akebia quinata	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	××
Berberis vulgaris	+	(+)	—	—	—	—	—	—	—	—	××
Podophyllum Emodi	++	+	+	—	—	—	+	Spur	—	Tbg.	××
Moringa pterygosperma	+	(+)	—	—	—	—	—	—	—	—	Tbg.
Malva rotundifolia	+	(+)	Spur	—	—	—	Spur	—	—	—	Tbg.
Salix acuminata	+	—	—	—	—	—	+	—	—	—	×
Ochna mossambicensis	Tbg.	—	—	—	—	—	Tbg.	—	—	—	××

II. Physiologische Kochsalzlösung als Lösungsmittel der Extrakte.

Conglutinationsmethode.

Nr.	Extrakt von	E. ccm	J. S. ccm	N. S. ccm		R.S. ccm	Ausflockung nach 20′	40′	60′	90′	120′	150′	Eiweißgehalt nach Esbach
1.	Reseda grandiflora	1,0	0,08	—	2 Stunden im Brutschrank (37°)	0,4	Tbg.	+	++	+++	+++	+++	××
		1,0	0,02	—		0,4	Tbg.	+	+	++	++	++	
		1,0	0,01	—		0,4	Tbg.	Tbg.	Tbg.	+	+	+	
		1,0	0,005	—		0,4	—	Tbg.	Tbg.	Tbg.	Tbg.	+	
		1,0	—	—		0,4	—	—	—	—	—	—	
		1,0	—	0,08		0,4	—	—	—	—	—	—	
2.	Cleome Candelabrum	1,0	0,08	—		0,4	Tbg.	+	+	++	++	++	××
		1,0	0,02	—		0,4	—	Tbg.	+	+	+	+	
		1,0	0,01	—		0,4	—	—	Tbg.	Tbg.	Tbg.	+	
		1,0	0,005	—		0,4	—	—	—	—	—	Tbg.	
		1,0	—	—		0,4	—	—	—	—	—	—	
		1,0	—	0,08		0,4	—	—	—	—	—	—	
3.	Cheiranthus Cheiri	1,0	0,08	—		0,4	Tbg.	+	++	++	++	++	××
		1,0	0,02	—		0,4	Tbg.	Tbg.	+	+	+	+	
		1,0	0,01	—		0,4	—	Tbg.	Tbg.	Tbg.	Tbg.	Tbg.	
		1,0	0,005	—		0,4	—	—	—	Tbg.	Tbg.	Tbg.	
		1,0	—	—		0,4	—	—	—	—	—	—	
		1,0	—	0,08		0,4	—	—	—	—	—	—	
4.	Helianthemum vulgare	1,0	0,08	—		0,4	—	Tbg.	Tbg.	Tbg.	Tbg.	Tbg.	×
		1,0	0,02	—		0,4	—	—	—	—	—	—	
		1,0	0,01	—		0,4	—	—	—	—	—	—	
		1,0	0,005	—		0,4	—	—	—	—	—	—	
		1,0	—	—		0,4	—	—	—	—	—	—	
		1,0	—	0,08		0,4	—	—	—	—	—	—	
5.	Bixa Orellana	1,0	0,08	—		0,4	Tbg.	+	+	+	+	+	××
		1,0	0,02	—		0,4	—	Tbg.	Tbg.	Tbg.	Tbg.	Tbg.	
		1,0	0,01	—		0,4	—	—	—	—	—	—	
		1,0	0,005	—		0,4	—	—	—	—	—	—	
		1,0	—	—		0,4	—	—	—	—	—	—	
		1,0	—	0,08		0,4	—	—	—	—	—	—	
6.	Papaver somniferum	1,0	0,08	—		0,4	—	—	—	Tbg.	Tbg.	+	×
		1,0	0,02	—		0,4	—	—	—	—	Tbg.	Tbg.	
		1,0	0,01	—		0,4	—	—	—	—	—	—	
		1,0	0,005	—		0,4	—	—	—	—	—	—	
		1,0	—	—		0,4	—	—	—	—	—	—	
		1,0	—	0,08		0,4	—	—	—	—	—	—	

Nr.	Extrakt von	E. ccm	J. S. ccm	N. S. ccm		R. S. ccm	Ausflockung nach 20′	40′	60′	90′	120′	150′	Eiweiß-gehalt nach Esbach
7.	Viola odorata	1,0	0,08	—	2 Stunden im Brutschrank (37°)	0,4	Tbg.	Tbg.	Tbg.	Tbg.	Tbg.	+	××
		1,0	0,02	—		0,4	—	—	—	Tbg.	Tbg.	Tbg.	
		1,0	0,01	—		0,4	—	—	—	—	—	—	
		1,0	0,005	—		0,4	—	—	—	—	—	—	
		1,0	—	—		0,4	—	—	—	—	—	—	
		1,0	—	0,08		0,4	—	—	—	—	—	—	
8.	Akebia quinata	1,0	0,08	—		0,4	—	—	—	—	Tbg.	Tbg.	××
		1,0	0,02	—		0,4	—	—	—	—	—	—	
		1,0	0,01	—		0,4	—	—	—	—	—	—	
		1,0	0,005	—		0,4	—	—	—	—	—	—	
		1,0	—	—		0,4	—	—	—	—	—	—	
		1,0	—	—		0,4	—	—	—	—	—	—	
9.	Podophyllum Emodi	1,0	0,08	—		0,4	—	Tbg.	Tbg.	+	+	+	×
		1,0	0,02	—		0,4	—	—	Tbg.	Tbg.	Tbg.	Tbg.	
		1,0	0,01	—		0,4	—	—	—	Tbg.	Tbg.	Tbg.	
		1,0	0,005	—		0,4	—	—	—	—	—	—	
		1,0	—	—		0,4	—	—	—	—	—	—	
		1,0	—	0,08		0,4	—	—	—	—	—	—	
10.	Anoda hastata	1,0	0,08	—		0,4	—	—	Tbg.	Tbg.	Tbg.	+	×
		1,0	0,02	—		0,4	—	—	—	Tbg.	Tbg.	Tbg.	
		1,0	0,01	—		0,4	—	—	—	—	—	—	
		1,0	0,005	—		0,4	—	—	—	—	—	—	
		1,0	—	—		0,4	—	—	—	—	—	—	
		1,0	—	0,08		0,4	—	—	—	—	—	—	
11.	Moringa pterygosperma	1,0	0,08	—		0,4	Tbg.	Tbg.	Tbg.	+	+	+	×××
		1,0	0,02	—		0,4	—	—	Tbg.	Tbg.	Tbg.	+	
		1,0	0,01	—		0,4	—	—	—	—	Tbg.	+	
		1,0	0,005	—		0,4	—	—	—	—	—	Tbg.	
		1,0	—	—		0,4	—	—	—	—	—	—	
		1,0	—	0,08		0,4	—	—	—	—	—	—	
12.	Thalictrum minus	1,0	0,08	—		0,4	—	—	Tbg.	Tbg.	+	+	××
		1,0	0,02	—		0,4	—	—	—	—	Tbg.	Tbg.	
		1,0	0,01	—		0,4	—	—	—	—	—	—	
		1,0	0,005	—		0,4	—	—	—	—	—	—	
		1,0	—	—		0,4	—	—	—	—	—	—	
		1,0	—	0,08		0,4	—	—	—	—	—	—	
13.	Camellia Thea	1,0	0,08	—		0,4	Tbg.	Tbg.	Tbg.	Tbg.	Tbg.	Tbg.	××
		1,0	0,02	—		0,4	—	—	—	—	—	—	
		1,0	0,01	—		0,4	—	—	—	—	—	—	
		1,0	0,005	—		0,4	—	—	—	—	—	—	
		1,0	—	—		0,4	—	—	—	—	—	—	
		1,0	—	0,08		0,4	—	—	—	—	—	—	

Nr.	Extrakt von	E. ccm	J. S. ccm	N. S. ccm		R. S. ccm	Ausflockung nach 20′	40′	60′	90′	120′	150′	Eiweißgehalt nach Esbach
14.	Datisca cannabina	1,0	0,08	—	2 Std. im Brutschrank (37°)	0,4	Tbg.	+	+	+	+	+	Tbg.
		1,0	0,02	—		0,4	—	Tbg.	Tbg.	Tbg.	Tbg.	Tbg.	
		1,0	0,01	—		0,4	—	—	—	—	—	—	
		1,0	0,005	—		0,4	—	—	—	—	—	—	
		1,0	—	—		0,4	—	—	—	—	—	—	
		1,0	—	0,08		0,4	—	—	—	fl.	fl.	fl.	
15.	Gentiana lutea	1,0	0,08	—		0,4	—	—	—	Tbg.	Tbg.	+	××
		1,0	0,02	—		0,4	—	—	—	—	Tbg.	Tbg.	
		1,0	0,01	—		0,4	—	—	—	—	—	—	
		1,0	0,005	—		0,4	—	—	—	—	—	—	
		1,0	—	—		0,4	—	—	—	—	—	—	
		1,0	—	0,08		0,4	—	—	—	—	fl.	fl.	

Präzipitationsmethode.

Extrakt von	0,1 ccm J. S. + Extrakt 1 : 200	1 : 400	1 : 800	1 : 1600	1 : 3200	1 : 6400	0,1 ccm N. S. + Extrakt 1 : 200	1 : 400	1 : 800	R. E. 1 : 200	Eiweißgehalt nach Esbach
Reseda grandiflora	++++	++	+	+	+	+	Spur	—	—	—	××
Cleome Candelabrum	++	+	Spur	Spur	—	—	Spur	—	—	—	××
Cheiranthus Cheiri	+	+	Spur	—	—	—	—	—	—	—	××
Helianthemum vulgare	+	+	+	—	—	—	Spur	Spur	—	(+)	××
Bixa Orellana	+	+	+	—	—	—	Spur	Spur	—	—	××
Papaver somniferum	+	+	+	—	—	—	(+)	—	—	—	st. Tbg.
Viola odorata	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	××
Akebia quinata	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	××
Podophyllum Emodi	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	××
Anoda hastata	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	××
Thalictrum minus	(+)	(+)	—	—	—	—	—	—	—	—	××

Sero-diagnostische Untersuchungen über die Parietales.

Die Familien, die in der Literatur fast übereinstimmend als Parietales zusammengefaßt werden, — auf die Unterschiede zwischen den neuesten Systemen habe ich oben hingewiesen — konnten nicht alle sero-diagnostisch untersucht werden, da von einer großen Anzahl derselben Samen (ich verwendete nur Samen) nicht beschafft werden konnten. So war kein Material zu erhalten von den Familien der *Sarraceniaceae, Nepenthaceae, Canellaceae, Elatinaceae, Dilleniaceae, Clusiaceae, Dipterocarpaceae, Tovariaceae, Cochlospermaceae, Koeberliniaceae, Fouquieraceae, Flacourtiaceae, Stachyuraceae, Malesherbiaceae, Achariaceae, Turneraceae, Eucryphiaceae, Caryocaraceae* und *Quiinaceae.*

Von den übrigen Familien, von denen Samen zur Verfügung standen, mußten noch weitere ausscheiden, da die physiologische Kochsalzlösung sehr wenig oder gar kein Eiweiß (nach Esbach) löste, sodaß wegen der Eiweißarmut eine einwandsfreie Verwandtschaftsreaktion ausgeschlossen schien. Ich verweise besonders auf die Ausführungen von Mez und Gohlke[1]) über diesen Punkt. So konnten aus diesem Grunde die Samen von den *Droseraceae, Frankeniaceae, Tamaricaceae, Ochnaceae, Begoniaceae* und *Hypericaceae* nicht benützt werden.

Das Extrakt aus dem Samen von *Salicaceae,* die mit den Parietales in Beziehung zu stehen scheinen, war leider zu beweisenden Untersuchungen nicht brauchbar.

Bei den späteren Versuchen mit Natronlauge als Lösungsmittel konnten die Samen von den *Hypericaceae, Frankeniaceae, Tamaricaceae, Ochnaceae, Begoniaceae* und *Salicaceae* teilweise mit Erfolg verwendet werden.

Für physiologische Kochsalzlösung als Lösungsmittel erwiesen sich die Samen folgender Familien als besonders brauchbar: *Papaveraceae, Capparidaceae, Cruciferae, Resedaceae, Moringaceae, Cistaceae, Bixaceae, Violaceae, Passifloraceae, Caricaceae, Loasaceae* und *Datiscaceae.* Mein Bestreben ging nun dahin, die angeführten Familien zu Versuchszentren zu machen, d. h. von typischen Repräsentanten jeder Familie ein Immunserum zu erhalten, doch war dies nicht in allen Fällen möglich.

Die *Datiscaceae* mußten von vornherein ausscheiden, da nur wenig Material vorhanden war. Es werden bei sechs Impfungen im allergünstigsten Falle, d. h. wenn gleich das erste Versuchstier ein genügend hochwertiges Immunserum liefert, ca. 40 g Samen gebraucht.

---

[1]) Mez und Gohlke, l. c. S. 161.

Infolge der giftigen Bestandteile der Samen boten die *Violaceae* die größten Schwierigkeiten. Beim Impfen von Extrakt aus *Viola odorata* bekamen die Tiere stets heftigen Durchfall und gingen daran zugrunde. Dragendorff[1]) schreibt über die Wirkung von *Viola odorata* als Arzneimittel: „Samen wirken in größeren Dosen emetisch und drastisch und sind gegen Steinbeschwerden usw. verwendet." Ich impfte in geringen Mengen *Viola odorata*-Extrakt (NaCl, 1 : 5); doch starben die Tiere bald an Durchfall, oft schon nach Injektion von 5 ccm. Dann versuchte ich stärkere Verdünnungen und ging im Laufe der Behandlung zu 1 : 10 über. Den Durchfall bekämpfte ich mittels Bismutum subgallicum meist mit Erfolg. Dadurch gelang es mir, die Tiere längere Zeit am Leben zu erhalten; sie magerten aber zusehends ab und gingen trotz sorgsamer Pflege bald ein. Die vorgenommenen Blutabnahmen hatten stets ein negatives Resultat. Die Impfung mit Extrakt aus *Viola tricolor* rief bei dem einen Tiere, das ich damit impfte, dieselben Krankheitserscheinungen hervor. Im ganzen habe ich bei 8 Tieren ohne Erfolg versucht, eine Immunität hervorzubringen.

Ein gleichfalls negatives Resultat hatte ich mit *Helianthemum mutabile* aus der Familie der *Cistaceae* (die Samen wurden von Haage und Schmidt, Erfurt, bezogen) zu verzeichnen. Das Extrakt (1 : 5), das ich in der üblichen Weise mit physiologischer Kochsalzlösung herstellte, war so schleimig, daß ich nur eine Konzentration 1 : 10 impfen konnte, die sehr wenig Eiweiß enthielt. Keines von den fünf mit solchen Extrakten geimpften Tieren konnte ich immunisieren; die Kaninchen starben bald nach den ersten Injektionen. Es wurde dann versucht, den Schleim durch Behandlung mit Alkohol zu entfernen, doch gelang dies nur zum kleinen Teile, sodaß von einer Impfung Abstand genommen wurde. Dagegen konnte ich den Schleim durch Quellen der Samen in warmem Wasser aus den Schalen beseitigen, durch mehrstündiges Waschen unter häufiger Erneuerung des warmen Wassers bildeten sich um die Samen Schleimhüllen, die sich mechanisch lösen ließen. Derartig vorbehandeltes Material gab in physiologischer Kochsalzlösung ein schleimfreies Extrakt und wurde von dem Versuchstiere gut vertragen. Es gelang mir aber nicht, ein Immunserum herzustellen trotz großer Injektionsmengen (105 ccm). Die regelmäßige Kontrolle der Wertigkeit durch Probeblutabnahme verlief negativ.

Die dritte Familie, von der trotz zahlreicher Versuche kein Immunserum zu erhalten war, war die der *Passifloraceae*. Als Impf-

[1]) Georg Dragendorff, Die Heilpflanzen der verschiedenen Völker und Zeiten. Stuttgart 1898, S. 449.

material benützte ich *Passiflora alba* Die Samen enthielten, wie die der übrigen *Passifloraceae,* die daraufhin untersucht wurden, sehr wenig in Kochsalzlösung lösliches Eiweiß, so daß auch ein Extrakt 1 : 3 im Verhältnis zu den sonstigen Immunisationsmitteln eiweißarm war. Darauf dürfte es vielleicht zurückzuführen sein, daß von den sieben vorbehandelten Tieren kein einziges Serum auch nur den geringsten Grad der Wertigkeit erreichte.

Dagegen gelang es mir, hochwertige Immunsera zu erhalten von *Reseda grandiflora, Cleome Candelabrum, Papaver somniferum, Moringa pterygosperma, Bixa Orellana, Carica Papaya, Blumenbachia Hieronymi.*

Durch die Herstellung von Extrakten mit Natronlauge konnte ich brauchbare Immunsera herstellen von *Reseda grandiflora* und *Hypericum perforatum.*

I. Das Immunserum von Reseda grandiflora.

Ein Immunserum von *Reseda* habe ich erst nach verhältnismäßig langen Versuchen erhalten. Das erste Tier, das ich am Anfange meiner Arbeit mit *Reseda alba*-Extrakt (NaCl, 1:5) impfte, konnte ich trotz zahlreichen Injektionen (im ganzen 202 ccm) nicht immunisieren. Bei späteren Versuchen bin ich von derartigen Impfmengen abgekommen. Die darauf behandelten Tiere eigneten sich auch nicht, und erst das siebente Tier lieferte ein brauchbares Immunserum nach sechs Impfungen mit 53 ccm *Reseda grandiflora*-Extrakt (NaCl,1:5). Bei der Probeblutabnahme nach der Präzipitationsmethode zeigte sich sofort nach Zusatz des Serums eine Trübung bis zum sechsten Gläschen (Verdünnung 1:6400).

Nach der Conglutinationsmethode waren die Resultate folgende: Stark positiv reagierten die *Capparidaceae* (Cleome Candelabrum, Gynandropsis pentaphylla) und *Cruciferae* (Cheiranthus Cheiri, Brassica Napus v. oleifera), geringer die *Violaceae* (Viola odorata) und *Malvaceae* (Anoda hastata, Malva crispa, Napaea dioica). Eine positive Reaktion trat ferner ein mit den *Bixaceae* (Bixa Orellana), *Moringaceae* (Moringa pterygosperma), *Berberidaceae* (nur Podophyllum Emodi lieferte in Kochsalzlösung ein genügend eiweißhaltiges Extrakt), *Ranunculaceae* (Thalictrum minus) und *Magnoliaceae* (Magnolia grandiflora); ein weniger deutliches, positives Resultat lieferten die Reaktionen mit den *Cistaceae* (Helianthemum vulgare, Cistus polymorphus), *Papaveraceae* (Papaver somniferum, Corydalis tuberosa), *Loasaceae* (Blumenbachia Hieronymi), *Datiscaceae* (Datisca cannabina), Campanulaceae (Platycodon grandiflorum, Campanula Medium), *Calycanthaceae* (Calycanthus praecox), *Aizoaceae* (Mesembrianthemum crystallinum), *Anonaceae* (Anona Cherimolia) und *Aristolochiaceae*

(Aristolochia rotunda). Merkwürdigerweise gaben die *Cucurbitaceae* (Cucurbita Melopepo, Lagenaria vulgaris) keine positive Reaktion, während die *Campanulaceae*, die anscheinend höher im System stehen, schwach positiv reagierten.

Negativ verliefen die Versuche mit den *Caricaceae* (Carica Papaya), *Passifloraceae* (Passiflora alba), *Cactaceae* (Opuntia Rafinesquii), *Menispermaceae* (Anamirta cocculus), *Lardizabalaceae* (Akebia quinata), *Phytolaccaceae* (Phytolacca decandra), *Leguminosae* (Vigna capensis), *Staphyleaceae* (Staphylea pinnata), *Linaceae* (Linum usitatissimum), *Theaceae* (Camellia Thea), *Geraniaceae* (Geranium pratense), *Compositae* (Helianthus annuus), *Gentianaceae* (Gentiana lutea) und *Crassulaceae* (Sedum Aizoon).

Die Extrakte, die mit Natronlauge in der früher beschriebenen Weise von den *Begoniaceae* (Begonia semperflorens), *Ochnaceae* (Ochna multiflora), *Frankeniaceae* (Frankenia pulverulenta), *Tamaricaceae* (Myricaria germanica) und *Salicaceae* (Salix alba) hergestellt wurden, blieben klar.

Die Versuche nach der Präzipitationsmethode mit *Reseda grandiflora, Brassica Napus v. oleifera, Campanula Medium, Calycanthus praecox, Anona Cherimolia, Aristolochia rotunda, Passiflora alba, Helianthemum vulgare, Geranium pratense, Akebia quinata* und *Gynandropsis pentaphylla* ergaben mit der Conglutinationsmethode übereinstimmende Resultate.

Nach der Conglutinationsmethode reagierte stark positiv auf das *Reseda* (NaCl)-I. S. das *Reseda grandiflora* (NaOH)-Extrakt.

II. Das Immunserum von Cleome candelabrum.

Das mit *Cleome candelabrum* aus der Familie der *Capparidaceae* vorbehandelte Tier lieferte ein brauchbares Immunserum nach sechs Injektionen mit insgesamt 56 ccm Extrakt.

Nach der Conglutinationsmethode reagierten stark die Extrakte der *Capparidaceae* (Cleome Candelabrum, Cleome graveolens), der *Cruciferae* (Cheiranthus Cheiri, Lunaria annua) und *Resedaceae* (Reseda grandiflora, Reseda alba), schwächer die der *Moringaceae* (Moringa pterygosperma) und *Bixaceae* (Bixa Orellana); schwach positiv liefen die Versuche aus mit den *Violaceae* (Viola tricolor, V. odorata) und *Berberidaceae* (die Kontrolle mit N. S. war bei Podophyllum Emodi ein wenig flockig, doch zeigte die Ausfällung durch J. S. den typischen Verauf). Gering war der Ausfall bei den *Passifloraceae* (Passiflora alba, P. coerulea). Die *Cistaceae* reagierten mit Trübungen (der nicht entschleimte Same von Helianthemum vulgare lieferte ein sehr eiweißarmes Extrakt); desgleichen die *Papaveraceae* (Papaver somniferum, Chelidonium majus).

Negativ reagierten mit den *Capparidaceae* die *Caricaceae* (Carica Papaya), *Loasaceae* (Blumenbachia Hieronymi, Loasa bryoniaefolia), *Datiscaceae* (Datisca cannabina; die Kontrolle mit N. S. war flockig), *Cactaceae* (Opuntia Rafinesquii), *Aristolochiaceae* (Aristolochia rotunda, A. Clematitis), *Menispermaceae* (Anamirta cocculus), *Lardizabalaceae* (Akebia quinata), *Ranunculaceae* (Thalictrum minus), *Anonaceae* (Anona Cherimolia), *Calycanthaceae* (Calycanthus praecox), *Phytolaccaceae* (Phytolacca decandra), *Aizoaceae* (Mesembrianthemum crystallinum), *Magnoliaceae* (Magnolia grandiflora; d. Kontr. mit N. S. war fl.), *Rosaceae* (Pyrus prunifolia; d. Kontr. mit N. S. war fl.), *Leguminosae* (Vigna capensis), *Saxifragaceae* (S. rotundifolia), *Theaceae* (Camellia Thea), *Linaceae* (Linum usitatissimum), *Geraniaceae* (Geranium rotundifolium), *Rutaceae* (Ruta graveolens), *Sapindaceae* (Koelreuteria paniculata), *Malvaceae* (Anoda hastata), *Campanulaceae* (Campanula Medium, Platycodon grandiflorum), *Cucurbitaceae* (Cucurbita Melopepo, Lagenaria vulgaris; d. Kontr. mit N. S. war fl.), *Compositae* (Helianthus annuus) und *Gentianaceae* (Gentiana lutea). Präzipitationsversuche wurden vorgenommen mit *Cleome candelabrum, Cleome graveolens, Cheiranthus Cheiri, Moringa pterygosperma, Reseda grandiflora, Bixa Orellana, Viola tricolor, Passiflora alba, Carica Papaya, Blumenbachia Hieronymi, Podophyllum Emodi* und *Cucurbita Melopepo.* Nur der Versuch mit *Passiflora alba* zeigte eine Abweichung von den Ergebnissen der Conglutination insofern, als im ersten Glase eine Trübung auftrat und kein Ausfall.

Das Extrakt von *Salix alba*-Samen durch Natronlauge zeigte nach der Conglutinationsmethode keinen Ausfall.

III. Das Immunserum von Hypericum perforatum L.

Die Herstellung des Immunserums und die Behandlung der Extrakte habe ich oben eingehend beschrieben (S. 466 ff.). Von der Familie der *Guttiferae* standen mir außer den *Hypericineae* keine anderen Vertreter zur Verfügung, sodaß ich keine weiteren Reaktionen innerhalb der Familie vornehmen konnte. Die Leguminose *Vicia Faba* und die Liliacee *Asparagus umbellatus,* die beide von den *Guttiferae* weit entfernt im System stehen, reagierten nach der Conglutinationsmethode weder in physiologischer Kochsalzlösung noch in Natronlauge als Lösungsmittel.

Die Verwandtschaftsreaktionen wurden nach der Präzipitationsmethode ausgeführt, einerseits wegen der einfacheren Verwendung der noch unbekannten Extrakte, andererseits (wie schon oben angedeutet) um durch Parallelversuche mit N. S. feststellen zu können, bis zu welchen Verdünnungen der Extrakte ein Ausfall mit N. S. entsteht.

Es reagierten stark positiv die *Hypericaceae* mit (NaOH)-Extrakten von *Camellia Thea* und *Ochna multiflora*. Bei physiologischer Kochsalzlösung als Lösungsmittel reagierte nur *Camellia* stark, nicht dagegen *Ochna;* nach Esbach enthielt das letztere Extrakt wenig Eiweiß. *Hypericum* selbst reagierte in physiologischer Kochsalzlösung auf *Hypericum* (NaOH)-I. H. nach beiden Methoden nicht. Dafür dürfte der geringe Eiweißgehalt die Ursache sein.

Schwach positiv waren die Reaktionen mit *Reseda grandiflora* und *Cleome candelabrum*, negativ mit *Helianthemum mutabile, Staphylea pinnata, Sapindus saponaria, Ilex Aquifolium* und *Papaver somniferum*.

Da infolge der zahlreichen Vorversuche betreffs der Herstellung der Extrakte und der günstigsten Anordnung der Versuche das Serum aufgebraucht war (das *Hypericum* (NaOH)-I. S. habe ich vor dem *Reseda* (NaOH)-I. S. gewonnen und verarbeitet), konnte ich keine weiteren Verwandschafts-Reaktionen vornehmen und die Conglutinationsmethode zur Kontrolle nicht anwenden; jedoch schon aus den gewonnenen Resultaten läßt sich die Beziehung der *Hypericaceae* zu den übrigen Parietales erkennen.

IV. Das Immunserum von Papaver somniferum L.

Ein Immunserum von *Papaver somniferum* hat bereits Gohlke[1]) verarbeitet und dabei mit keiner der von ihm untersuchten Parietales-Familien eine starke Reaktion feststellen können. Gohlke hat dabe stets gleichmäßig mit Extrakten (NaCl, 1 : 200) gearbeitet und die verschiedenen gelösten Eiweißmengen nicht berücksichtigt.

Ein brauchbares Immunserum erzielte ich nach der elften Impfung, also verhältnismäßig spät; insgesamt wurden 78 ccm *Papaver somniferum*-Extrakt (NaCl, 1:5) injiziert.

Außer mit *Papaver somniferum* selbst und *Chelidonium majus* kam es auch bei meinen Versuchen nirgend zu einer starken Ausfällung, die auf nahe Verwandtschaft schließen ließ; doch traten in den Extrakten von *Reseda grandiflora* und *Moringa pterygosperma* starke und von Cleome Candelabrum bei der Conglutinationsmethode schwache Trübungen auf, die ich als positive Reaktionen für den Anschluß im System verwertete, zumal da die reziproken Versuche dasselbe ergaben.

Negativ reagierten mit den Papaveraceae die *Passifloraceae* (Passiflora alba), *Cruciferae* (Lunaria annua), *Cistaceae* (Helianthemum vulgare), *Bixaceae* (Bixa Orellana), *Violaceae* (Viola odorata), *Datiscaceae* (Datisca cannabina), *Caricaceae* (Carica Papaya), *Loasaceae*

---

[1]) Gohlke, l. c. S. 82 ff.

(Blumenbachia Hieronymi), *Lardizabalaceae* (Akebia quinata), *Ranunculaceae* (Thalictrum flavum), *Phytolaccaceae* (Phytolacca decandra), *Aizoaceae* (Mesembrianthemum crystallinum), *Menispermaceae* (Anamirta cocculus), *Magnoliaceae* (Magnolia grandiflora), *Leguminosae* (Vigna capensis), *Campanulaceae* (Platycodon grandiflorum) und *Compositae* (Helianthus annuus).

V. Das Immunserum von Moringa pterygosperma.

Über *Moringa pterygosperma* findet sich bei Dragendorff[1]) folgende Angabe: „Die Samen (Behennüsse) geben ca. 30% fettes Öl, das zum Einreiben etc. dient, die Frucht soll bei Leber- und Milzleiden, die scharfe rettigartige Wurzelrinde als Stimulans, Diureticum, Stomachicum und als menstruationsbeförderndes Mittel (Abortivum) angewendet werden."

Um Krankheitserscheinungen möglichst zu vermeiden, impfte ich große männliche Tiere mit schwachem Extrakt; die physiologische Kochsalzlösung löst aus den Samen viel Eiweis. Trotzdem hatte ich anfangs keinen Erfolg; die Kaninchen starben nach wenigen Impfungen.

Erst bei dem fünften Tiere kam ich zum Ziele. Dies Kaninchen wurde anfangs mit Verdünnungen 1:30 (6 ccm) geimpft, später mit Verdünnungen 1:15 und 1:10. Nach vier Injektionen (im ganzen 22 ccm) war das Serum hochwertig.

Nach der Conglutinationsmethode reagierten mit den *Moringaceae* stark positiv die *Capparidaceae* (Cleome graveolens), etwas schwächer die *Resedaceae* (Reseda grandiflora). Positiv waren die Reaktionen mit den *Bixaceae* (Bixa Orellana) und den *Violaceae* (Viola odorata). Von den *Papaveraceae* reagierte ganz schwach Papaver somniferum, negativ Chelidonium majus. Als Ursache dieser Abweichung ist der Umstand anzusehen, daß das Extrakt von Chelidonium nur sehr wenig Eiweiß (nach Esbach) enthielt. Die Versuche mit Passiflora alba und Opuntia Ficus indica sind als negativ zu betrachten, da die Kontrollen mit N. S. einen flockigen Ausfall aufwiesen.

Negativ waren die Reaktionen der *Moringaceae* mit den *Cruciferae* (Lunaria annua), *Cistaceae* (Helianthemum vulgare, Cistus polymorphus), *Datiscaceae* (Datisca cannabina), *Caricaceae* (Carica Papaya), *Loasaceae* (Blumenbachia Hieronymi), *Menispermaceae* (Anamirta cocculus), *Phytolaccaceae* (Phytolacca decandra), *Aizoaceae* (Mesembrianthemum crystallinum), *Anonaceae* (Anona Cherimolia), *Aristolochiaceae* (Aristolochia rotunda), *Calycanthaceae* (Calycanthus praecox), *Lardizabalaceae* (Akebia quinata), *Berberidaceae* (Podophyllum Emodi), *Ranunculaceae* (Thalictrum minus), *Nyctaginaceae* (Mirabilis Jalapa), *Magnoliaceae*

[1]) Dragendorff, l. c. S. 263.

(Magnolia grandiflora), ferner *Leguminosae* (Vigna capensis), *Rosaceae* (Pyrus prunifolia), *Crassulaceae* (Sedum Aizoon), *Saxifragaceae* (Hydrangea paniculata), *Hamamelidaceae* (Hamamelis virginiana), ferner *Theaceae* (Camellia Thea), *Zygophyllaceae* (Zygophyllum Fabago), *Rutaceae* (Ruta graveolens), *Staphyleaceae* (Staphylea pinnata), *Sapindaceae* (Koelreuteria paniculata), *Geraniaceae* (Geranium columbinum), *Linaceae* (Linum perenne), *Euphorbiaceae* (Croton Tiglium), *Malvaceae* (Anoda hastata), *Cucurbitaceae* (Cucurbita maxima), *Campanulaceae* (Platycodon grandiflorum), *Compositae* (Helianthus annuus, Carthamus lanatus) und *Gentianaceae* (Gentiana scabra).

Nach der Präzipitationsmethode wurden Versuche angestellt mit Moringa pterygosperma, Papaver somniferum, Cleome Candelabrum, Barbaraea vulgaris, Reseda grandiflora, Viola odorata, Passiflora alba, Bixa Orellana, Blumenbachia Hieronymi, Akebia quinata, Thalictrum minus, Linum usitatissimum. Die Resultate der Ablesungen stimmen mit den Ergebnissen der Conglutinationsmethode völlig überein.

VI. Das Immunserum von Bixa Orellana L.

Als Material von den Bixaceae standen mir nur Samen von *Bixa Orellana* zur Verfügung, und zwar bekam ich diese aus dem botanischen Museum zu Königsberg, wo sie schon lange aufbewahrt worden waren (eine nähere Angabe über die Zeit war nicht zu finden). Dies Material erwies sich zur Reaktion wie zur Immunisation als sehr gut brauchbar.

Das Serum war erst nach 12 Impfungen mit 105 ccm *Bixa*-Extrakt (NaCl, 1:5) vollwertig.

Bei Anwendung der Conglutinationsmethode war die Reaktion mit den *Capparidaceae* (Cleome graveolens) positiv, schwächer die mit den *Moringaceae* (Moringa pterygosperma). Die *Resedaceae* (Reseda grandiflora) reagierten nur schwach. Typische Trübungen traten auf im Extrakte von Helianthemum vulgare, dessen nicht entschleimtes Extrakt, wie schon oben erwähnt, wenig Eiweiß enthielt. Negativ fielen die Conglutinationsversuche aus mit den *Cruciferae* (Lunaria annua), *Papaveraceae* (Papaver somniferum), *Violaceae* (Viola odorata), *Datiscaceae* (Datisca cannabina), *Passifloraceae* (Passiflora alba), *Loasaceae* (Blumenbachia Hieronymi), *Caricaceae* (Carica Papaya), *Lardizabalaceae* (Akebia quinata), *Berberidaceae* (Berberis vulgaris), *Ranunculaceae* (Thalictrum flavum), *Phytolaccaceae* (Phytolacca decandra), *Aizoaceae* (Mesembrianthemum crystallinum), *Anonaceae* (Anona Cherimolia), *Calycanthaceae* (Calycanthus praecox), *Aristolochiaceae* (Aristolochia Clematitis), *Menispermaceae* (Anamirta cocculus), *Magnoliaceae* (Magnolia grandiflora), *Leguminosae* (Vigna capensis) und *Theaceae* (Camellia Thea).

Da das *Bixa*-Tier verhältnismäßig klein war und nur wenig Serum lieferte, konnten Kontrollversuche nach der Präzipitationsmethode nicht mehr vorgenommen werden.

VII. Das Immunserum von Carica Papaya L.[1])

Die spezifische Wirkung des Papaïn, das in den Samen von *Carica Papaya* enthalten ist, beschreiben Geissler und Möller[2]) wie folgt: „Innerlich genommen befördert das Papaïn die Verdauung, in das Blut eingespritzt, wirkt es als starkes Herz und Nervensystem lähmendes Mittel.“ Das erste Tier, das ich mit *Carica*-Extrakt (NaCl, 1:5) impfte, reagierte vorzüglich; irgend welche Krankheitserscheinungen waren nicht zu bemerken. Nach Injektion von 90 ccm Extrakt bei 13 Impfungen war das I. S. brauchbar.

Die Conglutinationsversuche hatten folgendes Resultat: Eine nahe Eiweißverwandtschaft dokumentierte sich durch die starke Reaktion mit den *Passifloraceae* (Passiflora alba), die *Violaceae* (Viola odorata) reagierten mit den *Caricaceae* nicht ganz so kräftig, und noch weniger die *Datiscaceae* (Datisca cannabina); schwach positiv waren die Versuche mit den *Capparidaceae* (Cleome spinosa) und *Cruciferae* (Barbaraea vulgaris). Das Extrakt von *Barbaraea vulgaris* zeigte dabei einen stärkeren Ausfall als das von *Cleome spinosa;* doch war das Cruciferen-Extrakt eiweißhaltiger als das von *Cleome* (nach Esbach). Die *Capparidaceae* stehen den *Caricaceae* also näher als die *Cruciferae.*

Negativ reagierten mit den *Caricaceae* nach der Conglutinationsmethode die *Resedaceae* (Reseda odorato), *Papaveraceae* (Papaver somniferum), *Bixaceae* (Bixa Orellana), *Cistaceae* (Helianthemum vulgare), *Moringaceae* (Moringa pterygosperma), *Loasaceae* (Blumenbachia Hieronymi, Loasa papaverifolia), *Cactaceae* (Opuntia Rafinesquii), *Aristolochiaceae* (Aristolochia Clematitis), *Menispermaceae* (Menispermum dahuricum), *Phytolaccaceae* (Phytolacca decandra), *Aizoaceae* (Mesembrianthemum crystallinum), *Nyctaginaceae* (Mirabilis Jalapa), *Lardizabalaceae* (Akebia quinata), *Magnoliaceae* (Magnolia Umbrella), *Calycanthaceae* (Calycanthus praecox), *Theaceae* (Camellia Thea), *Geraniaceae* (Geranium affine), *Linaceae* (Linum usitatissimum), *Euphorbiaceae* (Croton Tiglium). *Staphyleaceae* (Staphylea pinnata), *Zygophyllaceae* (Zygophyllum Fabago), *Rutaceae* (Ruta graveolens), *Sterculiaceae* (Sterculia platanifolia), *Cucurbitaceae* (Lagenaria vulgaris). *Campanulaceae* (Platycodon grandiflorum) und *Gentianaceae* (Gentiana lutea).

---

[1]) Die Samen wurden von Haage und Schmidt, Erfurt, bezogen.

[2]) Geißler u. Möller, Real-Enzyklopädie der ges. Pharmazie. Bd. 7, S. 638.

Die negative Reaktion mit den *Cucurbitaceae* (Lagenaria vulgaris) zeigt, daß nach ihrem sero-diagnostischen Verhalten eine nähere Verwandtschaft zwischen den *Caricaceae* und *Cucurbitaceae* nicht bestehen kann. Die Ähnlichkeit zwischen diesen Familien ist demnach als Convergenz aufzufassen, wie auch Solms[1]) annimmt.

VIII. Das Immunserum von Blumenbachia Hieronymi Urb.[2])

Von *Blumenbachia Hieronymi* erhielt ich das höchstwertige Immunserum, das ich während meiner Arbeit erzielen konnte. Das Tier hatte bei sechs Impfungen 48 ccm Extrakt injiziert bekommen. Bei der Probeblutabnahme nach der Präzipitationsmethode zeigte sich nach Zusetzen des Serums zum Extrakt und Umschütteln eine starke milchige Trübung, die sich bis zur Verdünnung 1 : 12800 verfolgen ließ.

Trotz dieser Hochwertigkeit war ein entsprechender Ausfall bei den Versuchen mit anderen Familien der Parietales nirgends zu konstatieren, ein Zeichen dafür, daß die Familie nur entfernt den Parietales anzugliedern ist. Dieses stimmt mit den Forschungen von Urban[3]) überein, der die isolierte Stellung der *Loasaceae* besonders betont.

Eine, wenn auch schwache, doch zweifellos positive Reaktion wurde erzielt mit den *Resedaceae* (Reseda grandiflora), *Capparidaceae* (Cleome graveolens), *Cactaceae* (Opuntia Ficus indica), *Cucurbitaceae* (Cucurbita maxima), *Compositae* (Helianthus annuus, Centrophyllum lanatum), *Campanulaceae* (Platycodon grandiflorum). Überraschend war eine schwach positive Reaktion mit den *Gentianaceae* (Gentiana altaica).

Negativ reagierten die *Cruciferae* (Cheiranthus Cheiri), *Bixaceae* (Bixa Orellana), *Cistaceae* (Helianthemum vulgare, Cistus polymorphus), *Papaveraceae* (Papaver somniferum, Chelidonium majus), *Moringaceae* (Moringa pterygosperma), *Violaceae* (Viola odorata), *Passifloraceae* (Passiflora alba), *Datiscaceae* (Datisca cannabina), *Caricaceae* (Carica Papaya), *Menispermaceae* (Anamirta cecculus), *Aizoaceae* (Mesembrianthemum crystallinum), *Aristolochiaceae* (Aristolochia rotunda), *Berberidaceae* (Podophyllum Emodi), *Lardizabalaceae* (Akebia quinata), *Ranunculaceae* (Thalictrum minus), *Phytolaccaceae* (Phytolacca decandra), *Nyctaginaceae* (Mirabilis Jalapa), *Anonaceae* (Anona Cherimolia), *Calycanthaceae* (Calycanthus praecox), *Magnoliaceae* (Magnolia grandiflora), *Crassulaceae* (Sedum Aizoon), *Saxifragaceae* (Hydrangea paniculata, Saxifraga rotundifolia), *Hamamelidaceae* (Hamamelis virginiana),

---

[1]) Solms, Caricaceae, in Engler-Prantl, Natürl. Pflanzenfamil. III. Teil, Abt. 6a, S. 98.

[2]) Die Samen stammten aus dem botanischen Garten zu Königsberg i. Pr.

[3]) Urban, Berichte d. D. Bot. Gesellschaft X, S. 264 und XXVIII, S. 522.

Leguminosae (Vigna capensis), *Rosaceae* (Pyrus prunifolia), *Theaceae* (Camellia Thea), *Geraniaceae* (Geranium columbinum), *Sapindaceae* (Koelreuteria paniculata), *Zygophyllaceae* (Tribulus terrestris), *Rutaceae* (Ruta graveolens), *Staphyleaceae* (Staphylea pinnata), *Euphorbiaceae* (Croton Tiglium) und *Linaceae* (Linum perenne, L. usitatissimum).

Zur Kontrolle wurde die Präzipitationsmethode verwendet mit Extrakten von Blumenbachia Hieronymi, Moringa pterygosperma, Papaver somniferum, Barbaraea vulgaris, Cleome Candelabrum, Reseda grandiflora, Viola odorata, Passiflora alba, Bixa Orellana, Akebia quinata, Thalictrum minus und Linum usitatissimum.

Linum usitatissimum und Thalictrum minus wiesen einen stärkeren Ausfall auf, doch zeigte die Kontrolle (Extrakt 1:200) mit N. S. gleichfalls einen Niederschlag, sodaß die Reaktionen als negativ gelten müssen.

Die einwandsfreien Resultate stimmten mit den vorher nach der Conglutinationsmethode gefundenen überein.

Sero-diagnostische Untersuchungen anderer Autoren über Parietales-Familien.

Bei Arbeiten, die die Serumdiagnostik in den Dienst der systematischen Botanik stellten, sind bisher nur von Gohlke[1]) und Lange[2]) Vertreter der Parietales zu Versuchen benützt worden.

Gohlke hat aus dem Gebiete der Parietales selbst zwei Familien zu Versuchszentren verwendet, die *Cruciferae* (Impfextrakt: *Brassica Napus* v. *oleifera*) und die *Papaveraceae* (Impfextrakt: *Papaver somniferum*). Seine negativen Resultate mit dem *Papaver*-Immunserum bei Reaktionen mit den *Capparidaceae, Cruciferae, Resedaceae, Passifloraceae* und *Violaceae* habe ich schon bei der Besprechung meines Immunserums von demselben Material erwähnt. Parietales-Extrakte sind von Gohlke noch bei Versuchen von *Helianthus annuus*-Immunserum und *Cucurbita pepo*-Immunserum verwendet worden. Seine Resultate, soweit sie für mich in Betracht kommen, sind folgende:

Das Cruciferen-Serum hat positive Reaktionen ergeben mit den *Capparidaceae* und *Resedaceae*, schwach positive mit den *Violaceae, Passifloraceae* und *Caricaceae*, negative mit den *Papaveraceae*. Ferner reagierten das *Helianthus annuus*-Serum negativ mit den *Passifloraceae* und *Caricaceae;* das *Cucurbita pepo* Serum positiv mit den *Loasaceae,* schwach positiv mit den *Cactaceae, Passifloraceae, Violaceae,* negativ mit den *Caricaceae, Cistaceae, Resedaceae, Capparidaceae, Cruciferae,*

[1]) Gohlke, l. c.

[2]) Lange, l. c.

Papaveraceae, und *Moringaceae*. Meine reziprok angestellten Versuche bestätigen die Ergebnisse.

Lange hat die Reihe der Ranales bearbeitet und Beziehungen zu den Parietales gefunden, wie ich schon eingangs erwähnte. Seine Resultate in bezug auf die Parietales sind folgende:

Es reagierte:

1. Das I. S. von *Magnolia Lenneana* positiv mit den *Resedaceae* und *Violaceae;*
2. Das I. S. von *Calycanthus praecox* schwach positiv mit den *Resedaceae, Violaceae, Cruciferae*, negativ mit den *Capparidaceae;*
3. Das I. S. von *Anona triloba* positiv mit den *Violaceae, Resedaceae, Cruciferae*, negativ mit den *Cistaceae, Passifloraceae, Papaveraceae, Cactaceae, Loasaceae;*
4. Das I. S. von *Aristolochia Sipho* schwach positiv mit den *Resedaceae, Violaceae, Cruciferae,* negativ mit den *Capparidaceae;*
5. Das I. S. von *Ranunculus Steveni* schwach positiv mit den *Resedaceae* und *Violaceae,* negativ mit den *Capparidaceae* und *Cruciferae;*
6. Das I. S. von *Podophyllum Emodi* positiv mit den *Capparidaceae, Cruciferae, Violaceae,* negativ mit den *Passifloraceae, Papaveraceae, Caricaceae* und *Cactaceae;*
7. Das Immunserum von *Akebia quinata* positiv mit den *Resedaceae, Violaceae, Cruciferae,* negativ mit den *Capparidaceae.*

Danach ergab sich ein Anschluß an die niedrigsten Parietales von allen aufgeführten Versuchszentren der Ranales aus. Der Vergleich mit meinen Ergebnissen zeigte, daß die Bedingung der Reziprozität erfüllt ist; nur in einem, allerdings wichtigen, Punkte bekam ich ein anderes Resultat, nämlich mit *Akebia quinata* aus der Familie der Lardizabalaceae. Lange hat eine positive Reaktion von *Akebia*-I. S. auf *Resedaceen*-Extrakt erhalten und die Reihen der Parietales direkt an die *Lardizabalaceae* angeschlossen. Auf Grund meiner Resultate kann ich in dieser Ansicht nicht folgen. Keins der von mir verarbeiteten Sera reagierte positiv auf Extrakt von *Akebia quinata* (dies Material war von den *Lardizabalaceae* allein vorhanden). Um Täuschungen auszuschließen, habe ich die Versuche bei Verarbeitung der beiden Reseda-Immunseren mehrmals wiederholt und stets dasselbe Ergebnis gehabt.

Dagegen hatte ich von den *Resedaceae* und von den *Capparidaceae,* die zweifellos höher im System stehen als die *Resedaceae,* aus, eine positive Reaktion mit den *Berberidaceae (Podophyllum Emodi)* zu verzeichnen, was ich bei Lange reziprok bestätigt finde. Daraus schließe ich, daß die *Lardizabalaceae* primitivere Formen sind als die *Berberidaceae,* und daß die Parietales den *Berberidaceae* näher stehen als jenen.

Folgerungen aus den Resultaten der Versuche.

Vom sero-diagnostischen Standpunkte müssen wir annehmen, daß die untersuchten Parietales-Familien einem wohl charakterisierten Verwandtschaftskreise angehören, wobei einzelne Familien (die *Loasaceen* z. B.) von den übrigen entfernt stehen, sodaß die Konstitution ihres Eiweißes nur eine schwache Reaktion mit dem ihnen am nächsten stehenden zuließ.

Als Ascendenten der Parietales werden in der Literatur von den meisten Autoren die *Ranales* angegeben, und zwar wird als die Familie, die den Anschluß vermitteln soll, die der *Papaveraceae* genannt [Engler[1]), v. Wettstein[2])]. Durch die Serumdiagnostik hat sich die Ansicht von der primären Stellung der *Papaveraceae* nicht bestätigt. Auf Grund der Resultate haben wir vielmehr die *Resedaceae* an die Basis der untersuchten Parietales-Familien zu setzen und als die diesen nächststehende Ranales-Familie die *Berberidaceae* aufzufassen. Auf die primäre Stellung der *Resedaceae* im Parietales-Stamm weisen schon Mez und Gohlke[3]) hin. Entwicklungsgeschichtlich dokumentiert sich dieses bei den *Resedaceae* durch eine gewisse Azyklie in der Entstehung der Blütenteile, die an Verhältnisse erinnert, wie wir sie bei den Ranales finden. Ferner besitzen die *Resedaceae* viele Staubgefäße, ein Zeichen noch nicht weitgehender Reduktion.

In der Literatur gehen die Ansichten über die Verwandtschaftsverhältnisse der *Resedaceae* zu anderen Familien der Parietales nicht allzuweit auseinander: Bentham und Hooker[4]) halten sie den *Capparidaceae* allein für verwandt und nur durch wenige Abweichungen verschieden. Nach Baillon[5]) trennen sich die *Resedaceae* von den *Capparidaceae* durch die einseitige Entwicklung ihres Androeceums, ferner durch die Struktur des Ovars und durch die Früchte. Hellwig[6]) sagt: „Solche (verwandschaftliche Beziehungen) bestehen nur zu den *Cruciferae* und den *Capparidaceae*, mit welcher letzteren Familie sie die parietale Plazentation, das Gynophor und die zygomorphe Blüte gemein haben.“ v. Wettstein[7]) findet deutliche Beziehungen zu den *Capparidaceae* in den Diskusbildungen, Gyno- und Androgynophor und den Symmetrieverhältnissen der Blüte. Hallier[8]) erkennt die

---

[1]) Engler-Prantl, Die natürl. Pflanzenfam. Nachträge zum 2.—4. Teil. S., 365.

[2]) v. Wettstein, Handb. d. system. Botanik. Wien 1911, S. 571.

[3]) Mez und Gohlke, l. c. S. 171.

[4]) Bentham und Hooker, Genera plantarum Vol. I Pars I, S. 111.

[5]) Baillon, l. c. Band III, S. 223.

[6]) Hellwig, Resedaceae, in Engler-Prantl, Natürl. Pflanzenfam. III, S. 239.

[7]) v. Wettstein, l. c. S. 580.

[8]) Hallier, L'origine et le système phylétique des angiospermes, Extrait des Archives Néerlandaises des Sciences Exactes et naturelles Séries. III. B. Tome I, S. 157.

Zusammengehörigkeit der *Capparidaceae, Resedaceae* und *Cruciferae* an und meint, daß diese den *Lardizabalaceae* durch die Beschaffenheit der Früchte näher stehen als den *Berberidaceae.*

Serologisch haben sich die verwandtschaftlichen Beziehungen der *Resedaceae* zu den *Capparidaceae* und *Cruciferae* bestätigt. Zu den Ranales hin vermittelt den Anschluß die Familie der *Berberidaceae* (siehe oben S. 487). Bemerkenswert waren die positiven Reaktionen der *Resedaceae* mit den *Malvaceae.* Es wurden Extrakte von *Anoda hastata*, *Malva crispa* und *Napaea dioica* benützt, die alle positiv reagierten. Die Reaktion mit *Napaea*-Extrakt war nur schwach, da das Extrakt nach Esbach eiweißarm war. Der Versuch mit *Anoda* wurde wiederholt. Es scheinen demnach Beziehungen der *Malvaceae* zu den *Resedaceae* zu bestehen. Schumann[1]) findet nur Verwandtschaften der *Malvaceae* mit den *Bombaceae, Sterculiaceae, Tiliaceae* und konstatiert eine Ähnlichkeit der *Bixaceen*-Gattung *Cochlospermum* mit *Gossypium.* v. Wettstein[2]) schreibt bei seiner Reihe der Columniferae, deren erste Familie die der *Malvaceae* ist: „Die Ähnlichkeit mit den beiden anderen genannten Reihen (Parietales und Guttiferales) besteht hauptsächlich in dem Bau des Androeceums . . . Die Ähnlichkeit mit den Parietales und Guttiferales könnte auf Konvergenz beruhen, z. T. vielleicht auch dadurch hervorgerufen sein, daß einzelne in jene eingereihten Typen richtiger den Columniferae zuzuziehen wären."

Als die den *Resedaceae* nächst verwandte Familie ist die der *Capparidaceae* anzusehen. In der Literatur finde ich folgende Ansichten: Bentham und Hooker[3]) halten die *Capparidaceae* für verwandt einerseits (durch *Tovaria*) mit den *Phytolaccaceae*, andererseits mit den *Resedaceae.* Baillon[4]) rechnet zu seinen *Capparidaceae* die *Cleomeae, Capparideae, Maerueae, Ropalocarpeae* und *Moringeae* und hält sie den *Papaveraceae*, *Resedaceae* und *Cruciferae* für nahe stehend. Pax[5]) schreibt: „Die *Capparidaeeae* sind nächstverwandt mit den *Cruciferae* und zeigen sonst wohl kaum irgend welche näheren Beziehungen zu anderen Familien. Der Typus, von dem die Blüten der *Capparidaceae* sich ableiten, ist derselbe wie bei den *Cruciferae,* mit denen sie auch in der Samenbildung übereinstimmen. Hinsichtlich der Blütenorgane wie auch der vegetativen Teile erweisen sie sich aber fast durchgehends als phylogenetisch fortgeschrittener als jene, was übrigens vielleicht aus der größeren Veränderlichkeit der Blüten

---

[1]) Schumann, Malvaceae, in Engler-Prantl, Natürl. Pflanzenfam. III. Teil, 6. Abt., S. 33.

[2]) v. Wettstein, Handb. der sytem. Bot., S. 603.

[3]) Bentham und Hooker, l. c. Vol. I Pars I, S. 103.

[4]) Baillon, l. c. Tome III, S. 168.

[5]) Pax, Capparidaceae in Engler-Prantl, Natürl. Pflanzenfam. III. Teil, S. 220.

im Gegensatz zu der großen Einförmigkeit derselben bei den *Cruciferae* geschlossen werden kann. Die *Cleomoideae* stehen den *Cruciferae* näher als die anderen Gruppen, und wenn auch der Bau des Diagramms bei vielen Arten derselben mit dem der *Cruciferae* völlig übereinstimmt, so wird man doch bei der Bestimmung kaum in Verlegenheit kommen."

Die Reaktionen haben tatsächlich auf eine nahe Verwandtschaft zwischen den *Resedaceae, Capparidaceae* und *Cruciferae* hingewiesen, wie ich schon bei der Besprechung der *Resedaceen*-Resultate hervorhob. Von den *Cruciferae* aus hat Gohlke[1]) dies bestätigt.

Dafür, daß die *Capparidaceae* höher im System stehen als die *Resedaceae,* sprach außer morphologischen Gründen auch die schwächere Reaktion mit *Podophyllum Emodi.*

Durch die Verwendung der Natronlauge konnte ich die Untersuchungen auch auf die *Guttiferae* ausdehnen, von denen allerdings nur Samen von den *Hypericaceae* zu erlangen waren. Über diese Familie liefert die Literatur folgendes: Nach Bentham und Hooker[2]) sind die *Guttiferae* verwandt mit den *Ternstroemiaceae.* Einige Euphorbien zeigen Ähnlichkeiten. Engler[3]) schreibt: „Die *Guttiferae* sind auf das innigste den *Theaceae* verwandt, von denen sie sich durch kein anderes Merkmal als durch die schizogenen Harzgänge durchgreifend unterscheiden. Durch dasselbe Merkmal sind sie den *Dipterocarpaceae* nahe, mit deren Blüten die ihrigen bisweilen auch Ähnlichkeiten haben; aber bei den *Dipterocarpaceae* sind die Blätter nicht abwechselnd, was innerhalb der *Guttiferae* nur bei den *Kielmeyeroideae* vorkommt, und außerdem haben die *Dipterocarpaceae* Nebenblätter, während solche unter den *Guttiferae* nur bei *Mahurea* sicher vorkommen." v. Wettstein[4]) schreibt bei seiner Reihe der Guttiferales: „Manche Verhältnisse weisen auf die Reihe der Parietales hin, von denen die Guttiferales durch den Fruchtknotenbau abweichen; zahlreiche Ähnlichkeiten zwischen Angehörigen der beiden Reihen sind in Anbetracht ihrer gemeinsamen Abstammung vom Typus der Polycarpicae verständlich."

Über die Verwandtschaft der *Guttiferae* mit den *Theaceae* kann kein Zweifel mehr bestehen, da die Reaktion positiv verlief. Von den übrigen Familien der Wettstein'schen Guttiferales, zu denen auch die vorhin erwähnten *Dipterocarpaceen* gehören, konnte kein Material erhalten werden, außer von der Familie der *Ochnaceae.* Diese reagierten gleichfalls stark, sodaß man annehmen muß, daß die *Hypericaceae,*

[1]) Gohlke, l. c. S. 173.
[2]) Bentham und Hooker, l. c. Vol. 1, S. 167.
[3]) Engler-Prantl, Natürl. Pflanzenfam. III. Teil Abt. 6, S. 204.
[4]) v. Wettstein, l. c. S. 594.

Theaceae und *Ochnaceae* einem engeren Verwandtschaftskreise angehören.

Morphologisch zeigen die *Hypericaceae* den Typus der Parietales; der Fruchtknoten ist oberständig und einfächerig mit parietaler Plazentation. Eine Zentralwinkelständigkeit der Ovula wird oft durch starke Entwickelung der Plazenten und dadurch hervorgerufene Fächerung des Fruchtknotens vorgetäuscht. Die positiven Reaktionen der *Hypericaceae* mit den *Resedaceae* und *Capparidaceae* weisen gleichfalls auf Beziehungen zu den Parietales hin; wir zweigen daher die *Guttiferae* vom Hauptstamme Resedaceae-Capparidaceae ab.

Die *Papaveraceae* kommen nach der Ansicht von Bentham und Hooker[1]) einerseits den *Berberidaceae*, andererseits den *Cruciferae* nahe. Von den *Berberidaceae* unterscheiden sie sich durch das syncarpe Ovarium, von den *Cruciferae* durch die Beschaffenheit der Stamina und Samen. Einige Genera haben scheinbare Anklänge an die *Ranunculaceae*, unterscheiden sich aber wesentlich durch das Gynaeceum. Baillon[2]) teilt seine *Papaveraceae* ein in *Platystemoneae, Papavereae, Eschscholtzieae* und *Fumarieae*. Nach seiner Meinung schließen sich die *Platystemonae* an die *Ranunculaceae*, die *Papavereae* an die *Ranunculaceae* und *Berberidaceae*, die *Eschscholtzieae* und *Fumarieae* an die *Cruciferae* und *Capparidaceae* an. Hallier[3]) trennt die *Papaveraceae* wegen des Fehlens der Myrosin-Zellen von den „Cruciales", hält sie den *Podophylleae* für verwandt und so für Übergangsformen zu den *Nympheaceae*. Prantl und Kündig[4]) schreiben: „Die engsten Beziehungen bestehen zwischen den *Papaveraceae* und *Capparidaceae* nebst *Cruciferae*, mit welchen die *Papaveraceae* im wesentlichen Bau der Blüte und Frucht übereinstimmen, doch entfernen sie sich davon durch den nur vom äußersten Quirl gebildeten Kelch und die Gleichzähligkeit der beiden inneren, die Krone bildenden Quirle der Blütenhülle, sowie die nährgewebshaltigen Samen. Die *Tovariaceae* bilden eine Mittelgruppe zwischen *Papaveraceae* und *Capparidaceae*. Andererseits besteht eine Anknüpfung an die *Berberidaceae*, besonders durch den bi- oder trimeren Bau der Blüte und die Samen; doch werden sie durch den synkarpen Fruchtknoten geschieden."

Betrachten wir die Reaktionen, so finden wir, daß von einem wirklich nahen Anschluß an eine der vorher erwähnten Familien, die ich untersuchen konnte, nicht die Rede sein kann; von den *Tovariaceae*

---

[1]) Bentham u. Hooker, l. c. Vol. I Pars I, S. 49.

[2]) Baillon, l. c. Band III, S. 131.

[3]) H. Hallier, l. c. S. 157.

[4]) Prantl und Kündig, Papaveraceae, in Engler-Prantl: Natürl. Pflanzenfam. III. Teil, Abt. 2, S. 136.

war leider kein Material aufzutreiben, und die *Nymphaeaceae* lieferten ein eiweißarmes, unbrauchbares Extrakt. Doch verweise ich bezüglich des Anschlusses der *Nympheaceae* an die *Papaveraceae* auf die erschöpfenden Darlegungen bei Lange[1]. Wie es scheint, hat einseitige Bewertung von morphologischen und anatomischen Verhältnissen die *Papaveraceae* diesen Familien nahe gebracht. Für uns kommt die schwache, aber durchaus typische Reaktion mit den *Resedaceae* in Betracht. Die *Capparidaceae* reagierten nur ganz schwach mit Trübungen. Wir halten besonders auch auf Grund der morphologischen Verhältnisse die *Papaveraceae* für eine von den übrigen Parietales entfernt stehende Familie, die sich von den *Capparidaceae* aus entwickelt hat.

Die Ansichten über die Stellung der *Moringaceae* im System sind sehr verschieden. Eine Übersicht darüber gibt Pax[2]: „Die *Moringaceae* bilden einen engeren Anschluß wohl an keine Familie des Systems, innerhalb dessen sie schon an den verschiedensten Stellen eingeordnet sind. Dalcell vermutet eine Verwandtschaft mit den *Bryoniaceae* (= *Cucurbitaceae*), Lindley und Hooker mit den *Violaceae*. Grisebach, Baillon u. a. bringen sie mit den Rhoeadinae, speziell den *Capparidaceae*, in nähere Verbindung oder reihen sie sogar ein, während Endlicher, Decaisne, Bentham u. a. sie den *Leguminosae* zur Seite stellen oder einverleiben. Andere Forscher glaubten Beziehungen zu den Geraniales zu erkennen. Von einer näheren Verwandtschaft der *Moringaceae* mit allen den genannten Familien kann indes nicht die Rede sein. Um sie im System unterzubringen, wird man sie vielleicht noch am besten als eine Art Mittelglied zwischen Rhoeadinae und Rosales (*Leguminosae*) auffassen können.“ Eine ähnliche Ansicht vertritt Hallier[3], der die *Moringaceae* zu den *Leguminosae* (*Caesalpinieae*) stellt, „où l'on a trouvé aussi de la myrosine chez quelques genres“, und zwar als Zwischenformen von *Capparidaceae* und *Leguminosae*. v. Wettstein[4] hält die *Moringaceae* „durch die parietale Plazentation und durch die Ausbildung eines Gynophors“ den *Papaveraceae, Tovariaceae, Capparidaceae, Cruciferae, Resedaceae* nahestehend.

Mit sämtlichen der vorher erwähnten Familien, außer den *Tovariaceae*, habe ich Versuche machen können. Die Reaktion mit den *Leguminosae* war negativ; deshalb dürfte die Ähnlichkeit derselben mit den *Moringaceae* als Konvergenz zu betrachten sein. Am stärksten

---

[1] Lange, l. c. S. 114.

[2] Pax, Moringaceae, in Engler-Prantl: Natürl. Pflanzenfam. III. Teil, II. Abt., S. 243.

[3] Hallier, l. c. S. 12.

[4] v. Wettstein, l. c. S. 580 u. 581.

reagierten mit den *Moringaceae* die *Capparidaceae;* die schwächere Reaktion mit den *Resedaceae* zeigt, daß die *Moringaceae* höher im System stehen als die *Capparidaceae.* Es ist demnach anzunehmen, daß die *Capparidaceae* und *Moringaceae* sich aus einem gemeinsamen Grundtypus entwickelt haben, wobei sich bei den *Moringaceae* die Fünfzähligkeit der Blüte erhalten hat.

Die *Bixaceae*, die nun zu besprechen sind, halten Bentham und Hooker[1]) für nahe verwandt mit den *Violaceae.* Anklänge finden sich an die *Capparidaceae, Cistaceae, Tiliaceae, Samydaceae, Passifloraceae, Canellaceae;* von den letztgenannten Familien sind sie dennoch scharf unterschieden. Baillon[2]) faßt als Bixaceae folgende Gruppen zusammen: *Bixeae, Flacourtieae, Samydeae, Lacistemoneae, Calanticeae, Homelieae, Pangieae, Papayeae, Turnereae, Cochlospermeae.* Die gemeinsamen Merkmale sind nach seiner Ansicht wenig zahlreich; er hält sie für Verwandte der *Tiliaceae, Ternstroemiaceae, Cistaceae;* die *Violaceae* mit regulären Blüten, die *Passifloraceae* und *Capparidaceae* zeigen nach ihm wenig abweichende Merkmale. Warburg[3]) verteidigt die Trennung der *Flacourtiaceae* von den *Bixaceae* und stellt die *Bixaceae* in die Nähe der *Tiliaceae.* In *Sphaerosepalum* erblickt er ein Bindeglied. v. Wettstein[4]) dagegen stellt die *Bixaceae* zu den *Cistaceae,* von denen sie nur durch das zweiblätterige Gynaeceum und die zweiklappig aufspringende Kapsel verschieden sind. Der gleichen Ansicht ist Engler[5]), der die *Bixaceae* und *Cistaceae* zu der Unterreihe der *Cistineae* vereinigt.

Von den genannten Familien konnten eine große Anzahl nicht beschafft und ein anderer Teil aus oben angegebenen Gründen nicht benützt werden. Nach den sero-diagnostischen Versuchen müssen wir als nächst verwandte Familie die der *Capparidaceae* betrachten. Die *Violaceae* gaben mit den *Bixaceae* keine positive Reaktion. Die *Tiliaceae* konnten leider wegen der Unbrauchbarkeit des Extraktes nicht benützt werden. Schwächer, aber doch deutlich reagierten mit den *Bixaceae* die *Moringaceae,* sodaß die Abzweigung der *Bixaceae* in der Nähe der *Capparidaceae* begründet erscheint, zumal da keine der Ranales-Familien mit den *Bixaceae* eine positive Reaktion ergab. Die Cistacee *Helianthemum,* bei welcher, wie oben dargelegt, besondere Untersuchungsschwierigkeiten

---

[1]) Bentham u. Hooker, Genera plantarum Vol. I Pars I, S. 121.

[2]) Baillon, Histoire des pl. Tom. IV, S. 295.

[3]) Warburg, Bixaceae in Engler-Prantl, Natürl. Pflanzenfam. III. Teil, Abt. VI, S. 309.

[4]) v. Wettstein, l. c. S. 582.

[5]) Engler in Engler-Prantl, Natürl. Pflanzenfamilien, Nachträge im II. bis IV. Teil, S. 368.

vorliegen, reagierte sehr schwach; dennoch betrachte ich im Hinblick auf die Reaktionen von anderen Zentren aus und auf die morphologischen Verhältnisse die *Cistaceae* als Abzweigung vom *Bixaceen*-stamme.

Über diese Familie gebe ich folgenden Auszug aus der Literatur:

Bentham und Hooker[1]) stellen die *Cistaceae* in die Nähe der *Bixaceae.* Derselben Ansicht sind, wie schon oben erwähnt, v. Wettstein und Engler. Baillon[2]) hält die *Cistaceae* für Mittelformen zwischen den *Bixaceae* und *Violaceae.* Ähnlichkeiten findet er noch bei den *Dilleniaceae* und *Turneraceae.* Reiche[3]) schreibt: „Innerhalb der Eichler'schen Reihe der Cistifloren zeigen die *Cistaceae* nahe Beziehungen zumal zu den *Bixaceae* (in der Umgrenzung von Bentham und Hooker) und *Violaceae.* Von den letzteren sind sie durch ihre orthotropen Samen und ihr vielgliedriges Androeceum, von den ersteren durch dieselbe Beschaffenheit der Samen und gedrehte Knospenanlage unterschieden."

Die mißglückten Versuche, von *Helianthemum* ein Immunserum zu erhalten, habe ich oben beschrieben. Reziproke Versuche mußten deshalb unterbleiben.

Als weite Abzweigung des *Capparidaceen*-Stammes sind nach ihrem sero-diagnostischen Verhalten die *Violaceae* zu betrachten. Nach Bentham und Hooker[4]) sind sie die nächsten Verwandten der *Bixaceae.* Baillon[5]) rechnet zu den *Violaceae* die *Paypayroleae, Violeae* und *Sauvagesieae* und bringt sie durch die *Sauvagesieae* den *Ochnaceae* nahe. Ähnlichkeiten findet er auch bei den *Bixaceae* und *Cistaceae.* Hallier[6]) schließt die *Violaceae* an die Polygalines an. Nach seiner Ansicht scheinen die *Violaceae* nicht direkt von den *Ochnaceae* abzustammen, sondern erst durch Vermittelung der *Linaceae.* Nach v. Wettstein[7]) lassen sich die *Violaceae* leicht von den *Flacourtiaceae* ableiten. Reike und Taubert[8]) schreiben: „Nach Ausschluß der *Sauvagesiaceae,* die korrekter Weise zu den *Ochnaceae* gezählt werden, während sie Bentham und Hooker sowie Baillon noch den *Violaceae* zuzählen, ist die Familie der *Violaceae* eine natürliche, die besonders jedoch durch die *Rinoreae* und *Leonia* die

---

[1]) Bentham u. Hooker, l. c. S. 112.

[2]) Baillon, l. c. Band IV, S. 328.

[3]) Reiche, Cistaceae in Engler-Prantl, Natürl. Pflanzenfam. III. Teil, Abt. VI, S. 302.

[4]) Bentham u. Hooker, Genera plantarum Vol. I Pars I, S. 114.

[5]) Baillon, Histoire des pl. Band IV, S. 343.

[6]) Hallier, l. c. S. 174.

[7]) v. Wettstein, Handb. d. syst. Bot., S. 580.

[8]) Reike und Taubert, Violaceae, in Engler-Prantl, Natürl. Pflanzenf. III. Teil, 6. Abt., S. 327.

engsten Beziehungen zu den *Flacourtiaceae,* andererseits zu den *Cistaceae* aufweist."

Wegen der oben ausführlich beschriebenen Schwierigkeiten, ein Immunserum von den *Violaceae* zu erhalten, konnte ich von *Viola* aus die Beziehungen zu den anderen Familien leider nicht untersuchen. Bestimmend für die Stellung der *Violaceae* im System sind aber die positiven Reaktionen mit *Reseda, Carica* und die schwächere mit den *Cruciferae* (Gohlke); dadurch dürfte die Entwickelung *Resedaceae* ➤ *Violaceae* ➤ *Caricaceae* sicher sein. Morphologisch deuten die zygomorphe Ausbildung der Blüte und die Haplostemonie bei den *Violaceae* auf eine weitergehende Entwickelung hin, gegenüber den bisher besprochenen Familien. Da die *Cucurbitaceae* (Gohlke) nur schwach reagierten, ist die direkte Abstammung der *Cucurbitaceae* von den Vorfahren der *Violaceae* nicht wahrscheinlich.

An die *Violaceae* anschließend sind die *Passifloraceae* zu behandeln. Diese Familie teilt Baillon[1]) ein in *Passifloreae, Modeceae, Acharieae, Malesherbieae.* Der Autor hält sie den *Cucurbitaceae* für nahestehend und nennt sie geradezu „Cucurbitacées à ovaire supère". Verwandt sind sie nach seiner Ansicht mit den *Begoniaceae* und *Moringaceae.* Harms[2]) schreibt: „*Passifloraceae* und *Turneraceae* bilden eine Gruppe von Familien, die einander sehr nahe stehen, von denen aber jede für sich eine gewisse Selbständigkeit beanspruchen kann. Die *Tovariaceae* weichen von den *Passifloraceae* ab durch kontorte Blumenblätter und den nach der Frühreife vom Pedicellus sich abgliedernden und mit den Blumenblättern und Staubfäden abfallenden Kelch, die *Malesherbiaceae* sind verschieden durch das Fehlen des Arillus und die tiefere Insertion der Griffel, die bei ihnen nie am Grunde zusammenstoßen, sondern voneinander entfernt stehen." v. Wettstein[3]) sagt bei der Besprechung der *Achariaceae* folgendes: „Die *Achariaceae* unterscheiden sich von den *Passifloraceae* durch sympetale Corollen. Sowohl die *Achariaceae* wie die *Passifloraceae* zeigen unleugbar bemerkenswerte Beziehungen zu den *Cucurbitaceae* und den Sympetalen; diese wurden darum wiederholt auch (so in neuerer Zeit von Fritsch in Wiesner, Organogr. und System. 3. Aufl. 1909) direkt hier angeschlossen."

Von den genannten Familien, mit denen eine Verwandtschaft der *Passifloraceae* vermutet worden ist, war nur Material von den *Cucurbitaceae* zu haben. Von anderen Versuchszentren aus — die Herstellung eines Immunserums von *Passiflora alba* war nicht möglich —

---

[1]) Baillon, Histoire des pl. Band 8, S. 469.

[2]) Harms, Passifloraceae in Engler-Prantl, Natürl. Pflanzenfam. III. Teil, Abt. VIa, S. 78.

[3]) v. Wettstein, Handb. der syst. Bot. 1911, S. 590.

habe ich Beziehungen erhalten, die die *Passifloraceae* als über die *Violaceae* hinaus weiterentwickelte Formen auffassen lassen.

Da die Reaktion von den *Capparidaceae* aus mit den *Passifloraceae* stärker war als die mit den *Caricaceae,* andererseits von den *Caricaceae* aus eine starke Reaktion mit den *Passifloraceae,* eine schwache mit den *Capparidaceae* zu bemerken war, sind als nächst weiter entwickelte Verwandte den *Passifloraceae* die *Caricaceae* anzuschließen.

Über diese Familie schreibt Solms:[1]) „Die Unterbringung der *Caricacaceae* im System ist schwierig, da sie nähere Verwandtschaft offenbar entbehren. Die meisten Autoren reihen sie den *Passifloraceae* an, die indessen durch die Polypetalie und Calyciflorie, sowie durch einkreisiges Androeceum sehr abweichen, sodaß, da auch in den vegetativen Organen wenig gemeinsames zu finden, eigentlich nur der Bau des Fruchtknotens als vergleichbar erübrigt. Nicht anders steht es mit der von Baillon versuchten Anreihung an die *Bixaceae.* Unter den Sympetalen zeigen die *Cucurbitaceae* allenfalls einige Anklänge, doch dürften auch diese wesentlich äußerer Natur sein." v. Wettstein[2]) hält die Verwandtschaft der *Caricaceae* mit anderen Familien der Parietales für sehr wahrscheinlich, doch nicht sicher.

Die Reaktion mit der *Cucurbitacee Lagenaria* — die Kontrolle mit N. S. zeigte bei der Konglutinationsmethode einen Ausfall — verlief negativ, sodaß anzunehmen ist, daß eine nähere Verwandtschaft mit den *Cucurbitaceae* nicht besteht. Die *Bixaceae* reagierten nur schwach. Eine Nahestellung dieser Familie zu den *Caricaceae* ist also nicht sicher. Nach dem Ausfall der sonstigen Reaktionen sind als nächste Verwandte der *Caricaceae* die *Passifloraceae* zu betrachten.

Bemerkenswert ist die positive Reaktion der *Caricaceae* mit den *Datiscaceae,* da die Stellung dieser Familie in der Literatur eine sehr schwankende ist. v. Wettstein[3]) nennt die Zugehörigkeit der *Datiscaceae* zu den Parietales eine zweifelhafte (desgl. *Begoniaceae* und *Ancistrocladaceae*). Warburg[4]) gibt eine Zusammenstellung der verschiedenen Ansichten: „Die verwandtschaftlichen Beziehungen sind oft diskutiert worden, ohne daß eine Einigung erzielt wurde. Bald hielt man sie für Verwandte der *Cucurbitaceae,* bald ordnete man sie nahe den *Saxifragaceae* ein, indem z. B. Adanson *Datisca* in die Nähe von *Hydrangea, Philadelphus* etc. brachte, während Baillon

[1]) Solms, Caricaceae in Engler-Prantl: Natürl. Pflanzenfam. III. Teil, Abt. 6a, S. 98.

[2]) v. Wettstein, l. c. S. 592.

[3]) v. Wettstein, l. c. S. 592.

[4]) Warburg, Datiscaceae in Engler-Prantl: Natürl. Pflanzenfam. III. Teil, Abt. 6a, S. 152.

sie den *Saxifragaceae* als fraglich einreiht und darin einen Übergang zu den *Piperaceae* und *Urticaceae* sieht. Meistens wird aber nebenbei die Verwandtschaft zu den *Begoniaceae* betont (Lindley, Bentham, Hooker z. B.) ebenso zu den *Loasaceae* (Anonymus in Linnaea XIV), auch A. De Candolle reiht sie diesen Familien ein. In der Tat haben die *Datiscaceae* mit den *Begoniaceae* eine Reihe von Merkmalen gemeinsam; die Frucht und namentlich die eigentümliche Samenbildung, die fingerförmige Anordnung der Blattnerven, auch die unsymmetrische Blattbildung ist bei *Tetrameles* wenigstens angedeutet. Daß die Staubblätter bei *Begonia* verwachsen, ist kein tiefer Unterschied; schon bei *Datisca* sind die Staubblätter so unregelmäßig, daß bis zum Verwachsen derselben kein großer Schritt mehr ist; auch bei den *Begoniaceae* gibt es übrigens viele Arten, bei denen die Verwachsung der Staubblätter kaum angedeutet ist oder ganz fehlt."

Wegen Mangels an hinreichenden Mengen von Samen war es mir nicht möglich, ein Immunserum von *Datisca* herzustellen, um alle die Vermutungen über die Verwandtschaftsverhältnisse der *Datiscaceae* sero-diagnostisch zu untersuchen. Mit den *Loasaceae* kann eine nähere Verwandtschaft nicht bestehen, da von *Blumenbachia* aus keine positive Reaktion zustande kam. Von den *Resedaceae* aus wurden die *Datiscaceae* noch gerade erreicht; deshalb scheint mir die Abzweigung der *Datiscaceae* vom *Caricaceen*-Stamme begründet. Als Fortsetzung der Linie wären den anatomischen Verhältnissen nach die *Begoniaceae* anzureihen; doch konnte ich darüber keine sero-diagnostischen Belege liefern, da deren Samen infolge geringer Menge löslichen Eiweißes zur Reaktion untauglich waren.

Über die Stellung der *Loasaceae* zu anderen Familien sind die Ansichten der Autoren sehr verschieden. Gilg[1]) gibt eine Übersicht darüber: „De Candolle stellte die *Loasaceae* wegen der Anlage ihrer Staubblätter zu den Calycifloren in die Nähe der *Oenotheraceae* und *Portulaccaceae*, er wies aber auch hin auf ihre Verwandtschaft mit den *Passifloraceae* und *Turneraceae* einerseits und *Papaveraceae* und *Cucurbitaceae* andererseits." Nach Bentham-Hooker sollen sie verwandt sein mit den *Begoniaceae*, *Cucurbitaceae* und *Dipsaceae*. Eichler sah in den *Loasaceae* eine Mittelform zwischen *Passifloraceae* und *Myrtiflorae* mit Anklängen an *Oenotheraceae*, *Lythraceae*, *Flacourtiaceae* und *Myrtaceae*. Lindley wies auf eine Verwandtschaft mit den *Cactaceen* hin. Baillon endlich hielt sie für verwandt mit den *Cucurbitaceae*. Gilg selbst sieht unter anderem besonders in dem

---

[1]) Gilg, Loasaceae in Engler-Prantl: Natürl. Pflanzenfam. III. Teil, Abt. 6a, S. 106.

Bau der Samen eine Übereinstimmung der *Loasaceae* mit den *Begoniaceae.*

Urban[1]) kann bei der Untersuchung zweier neuer *Loasaceen*-Gattungen und beim Vergleich mit Familien der Polypetalen und Monochlamydeen keine näheren Beziehungen zu einer dieser Familien finden. Als Unterschied von den Parietales hebt der Autor den Umstand hervor, daß die Samenknospen der *Loasaceae* nur ein Integument besitzen, und läßt die Frage einer Verwandtschaft der *Loasaceae* mit den Sympatalen, wie sie Hallier annimmt, offen.

Durch die Serum-Reaktionen dokumentiert sich die Zugehörigkeit der *Loasaceae* zu der Reihe der Parietales deutlich. Nur ist ein direkter Anschluß an keine der untersuchten Familien möglich, wie ich schon oben angegeben habe. Positive Reaktionen zeigten die *Loasaceae* mit den *Resedaceae, Capparidaceae, Cucurbitaceae, Campanulaceae* und *Compositae.* Danach nehme ich an, daß die Abzweigung der *Loasaceae* vom Cucurbitaceenstamme zwischen den *Resedaceae* und *Cucurbitaceae* vor sich gegangen ist. Die positive Reaktion der *Loasaceae* mit den *Gentianaceae* bedarf noch der Nachprüfung, da die anatomischen und morphologischen Verhältnisse einen solchen Zusammenhang unwahrscheinlich machen.

Dagegen scheint die Ähnlichkeit der *Loasaceae* mit den *Cactaceae,* auf die Lindley aufmerksam gemacht hat, auf tatsächlicher Verwandtschaft zu beruhen. Die Reaktion war, wenn auch schwach, positiv. In der Literatur ist die Stellung der *Cactaceae* durchaus unsicher; oft sind geradezu diametral entgegengesetzte Ansichten geäußert worden. Schumann hält die *Cactaceae* besonders wegen der vielen Staubgefäßkreise den *Aizoaceae* für verwandt. Engler[2]) schließt sich dieser Ansicht an. Wegen der Beschaffenheit der Krone wurden die Cactaceen oft auch den *Magnoliaceae* nahe gebracht. Doch dürften auch diese Ähnlichkeiten als Konvergenz zu betrachten sein[3]).

Von unserem Standtpunkte aus nehmen wir an, daß der Cactaceen-Stamm sich an die *Loasaceae* anschließt; von den übrigen Versuchszentren aus ergaben sich keine positiven Reaktionen.

---

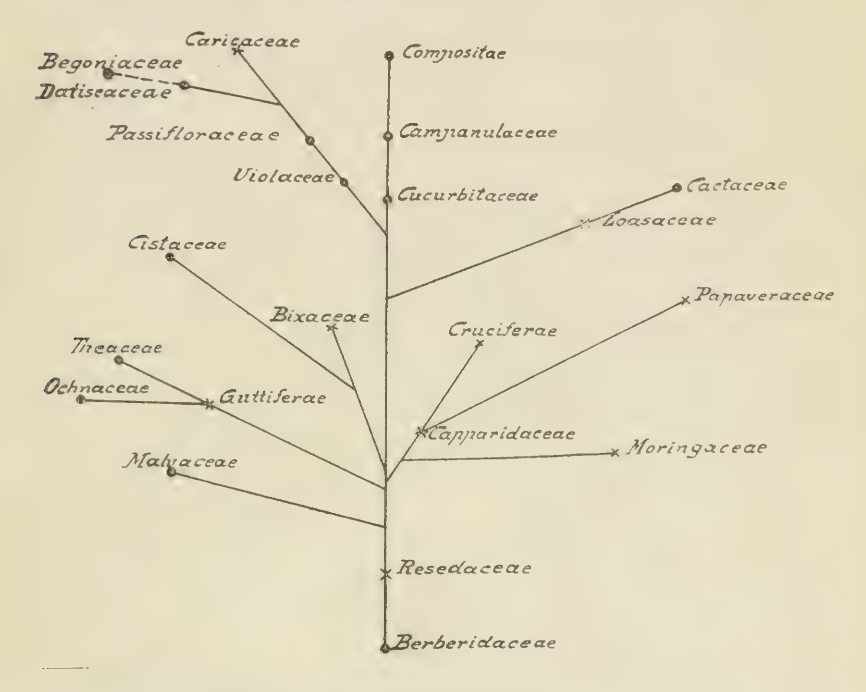
[1]) J. Urban, Zwei neue Loasaceen von Sto. Domingo. Ber. d. D. Bot. Ges. XXVIII, 1910, S. 522.

[2]) Engler, Engler-Gilg, Syllabus, 1912, S. 273.

[3]) Mez und Gohlke, l. c. S. 180.

Zusammenfassung.

Die Zusammenfassung der Einzelergebnisse in graphischer Darstellung liefert folgende Figur:[1])



[1]) Die mit × bezeichneten Familien wurden zu Versuchszentren benützt.

Die vorliegende Arbeit wurde im botanischen Institut der Universität Königsberg Pr. auf Anregung und unter Leitung von Herrn Dr. C. Mez ausgeführt, dem ich an dieser Stelle für seine mannigfachen Ratschläge meinen besten Dank ausspreche. Desgleichen danke ich Herrn Prof. Dr. Abromeit für die mir jederzeit gern gewährte Unterstützung.

Druck von R. Nischkowsky in Breslau.







